









HANDBUCH

DER

VERGLEICHENDEN UND EXPERIMENTELLEN

ENTWICKELUNGSLEHRE DER WIRBELTIERE

BEARBEITET VON

Prof. Dr. BARFURTH, Rostock, Prof. Dr. BRAUS, Heidelberg, Docent Dr. BÜHLER, Zürich, Prof. Dr. RUD. BURCKHARDT, Basel, Prof. Dr. FELIX, Zürich, Prof. Dr. FLEMMING (†), Kiel, Prof. Dr. FRORIEP, Tübingen, Prof. Dr. GAUPP, Freiburg i. Br., Prof. Dr. GOEPPERT, Heidelberg, Prof. Dr. OSCAR HERTWIG, Berlin, Prof. Dr. RICHARD HERTWIG, München, Prof. Dr. HOCHSTETTER, Innsbruck, Prof. Dr. F. KEIBEL, Freiburg i. Br., Prof. Dr. RUD. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. WILH. KRAUSE, Berlin, Prof. Dr. v. KUPFFER (†), München, Prof. Dr. MAURER, Jena, Prof. Dr. MOLLIER, München, Docent Dr. NEUMAYER, München, Prof. Dr. PETER, Greifswald, Docent Dr. H. POLL, Berlin, Prof. Dr. RÜCKERT, München, Prof. Dr. SCHAUINSLAND, Bremen, Prof. Dr. STRAHL, Gießen, Prof. Dr. WALDEYER, Berlin, Prof. Dr. ZIEHEN, Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

DR. OSKAR HERTWIG

O. Ö. PROF., DIREKTOR D. ANATOM.-BIOLOG. INSTITUTS IN BERLIN

ZWEITER BAND. ZWEITER TEIL.

MIT 244 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1906

Inhaltsverzeichnis

zu Band II, Teil 2.



Fünftes Kapitel.

Die Entwickelung des Geruchsorgans und Jakobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äusseren Nase und des Gaumens.

Von

Karl Peter in Breslau.

Einleitung.

Ort, Zeit und Beschaffenheit der ersten Anlage des Riechorgans.

Das Geruchsorgan nimmt seinen Ursprung aus dem ektodermalen Epithel des Kopfes und stellt ein bereits in erster Anlage unpaariges oder paariges Gebilde dar. Nach dieser Verschiedenheit hat man die Wirbeltiere in Unpaarnasen und Paarnasen (Monorhine und Amphirhine) eingeteilt.

Das Riechorgan entsteht an der Kopfspitze vor den primären Augenblasen in der Nähe des letzten Zusammenhanges des Gehirns mit dem Ektoderm, meist zu beiden Seiten des Neuroporus, wie es nebenstehende Figur von einem Eidechsenembryo veranschaulicht. Doch sei gleich hier darauf hingewiesen, daß seine definitive Lage nicht dem Ort seines ersten Auftretens entspricht; infolge der zu verschiedenen Zeiten verschieden starken Wachstumsintensitäten des Centralnervensystems, des Vorderdarmes, ferner durch die Ausbildung des Gesichts hat es während seiner Entwickelung bedeutende Verlagerungen zu erleiden. Von der Spitze des Kopfes rückt es erst auf dessen Ventralseite und liegt dort noch zu beiden Seiten des Vorderhirns. Erst mit

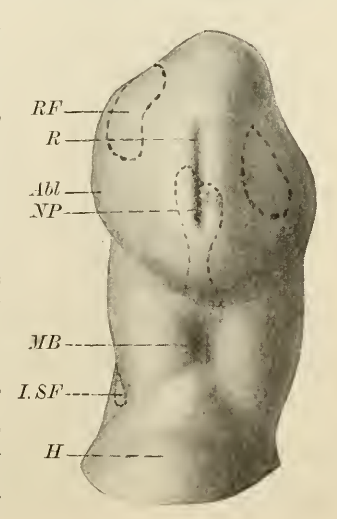


Fig. 1. Vorderkörper eines Eidechsenembryos von 16 Urwirbeln. *Abl* Auftreibung der Haut durch die Augenblasen. *H* Herzwölbung. *MB* Mundbucht. *NP* Neuroporus. *R* Rinne dorsal von demselben. *RF* Riechfeld. *I. SF* erste Schlundfurche.

dem Zurücktreten des Gehirns von der Kopfspitze und mit dem Vorwachsen der Mundpartien gewinnt es wieder eine mehr apikale Lage und befindet sich stets vor dem Vorderende des Großhirns, gleich ob auf Rücken- oder Bauchseite des Kopfes.

Die Zeit der Anlage des Riechorgans ist in den einzelnen Vertebratenklassen in Bezug auf die allgemeine Ausbildung (z. B. die Zahl der Urwirbel) sehr verschieden; ein Eidechsenembryo mit 10 Ursegmenten läßt die ersten Spuren des Sinnesorgans bereits erkennen, während sich dasselbe bei einem Schweinsembryo erst im Stadium von 30 Urwirbeln nachweisen läßt. Dagegen ist das Verhältnis zum Entwickelungsgrad der anderen Sinnesorgane ziemlich konstant; das erste Kenntlichwerden des Riechfeldes findet sich bei noch weit offenem Ohrgrübchen und kurz vor Entstehung der Linsenverdickung. Allein das Hühnchen macht von letzterer Angabe eine Ausnahme, indem die Linse sich bereits zur Grube eingestülpt hat, wenn die erste Andeutung des Geruchsorgans auftritt; doch ist diese einzige Ausnahme leicht verständlich durch die enorme Entwickelung des Sehapparates bei den Vögeln, dessen Entstehung und Ausbildung daher in frühere Stadien zurückverlegt werden muß.

Die erste Anlage des Riechorgans stellt sich als eine verdickte Stelle der Epidermis dar, innerhalb welcher die Zellen eine spindelförmige Gestalt aufweisen (Riechplakode v. KUPFFER, Riechplatte, Riechfeld HIS). Die Abgrenzung dieser Verdickung gegen das undifferenzierte Ektoderm ist anfangs undeutlich und wird erst allmählich schärfer. Fast durchweg rücken schon in frühen Stadien die Kerne der Spindelzellen auf die Mesodermseite, so daß an der freien Fläche ein kernloser Protoplasmasaum entsteht.

Diese Riechplatte ist es allein, welche die Sinneszellen liefert, und von ihr allein gehen die ersten Entwickelungsvorgänge aus, bei welchen die angrenzenden Teile, Gehirn oder Mesoderm, die oft für den Bildungsmechanismus verantwortlich gemacht wurden, nur passiv beteiligt sind. Die Elemente der Platte vermehren sich beträchtlich, — liegt die Plakode frei an der Oberfläche innerhalb schützender Eihüllen, so lagern die zahlreichen Mitosen stets an der freien Fläche, dem Mesoderm abgewandt, — sie bilden durch aktives Wachstum eine Grube, und auch die weiteren Gestaltsveränderungen (z. B. Muschelbildungen) gehen durch Bethätigung des Riechepithels selbst vor sich und sind nicht als passive Einstülpungen durch Bindegewebe aufzufassen.

Später freilich treten noch andere Gewebe hinzu, um das fertige Riechorgan zu bilden; angrenzende Hautpartien beteiligen sich dabei, das Mesoderm der Umgebung differenziert sich in bestimmter Weise, so daß also auch Nachbarteile der ursprünglichen Plakode in Mitleidenschaft gezogen werden. Andererseits bilden diese erst völlig gleichartigen Zellen nicht nur Riechepithel; ganze Partien nehmen später den Charakter von Flimmerepithel an, und auch innerhalb des Sinnesbezirkes findet eine Spaltung statt, indem ein Teil zu Riechzellen wird, die ihren Nervenfortsatz centripetal schicken, während andere die Funktion von stützenden Elementen oder Drüsen übernehmen.

Allgemeine Bildungsprinzipien.

In der Entwickelung des Riechorgans lassen sich zwei Faktoren erkennen, welche die Ausbildung beherrschen: einerseits das Prinzip,

dem zu percipierenden Medium eine möglichst große Oberfläche bei möglichster Raumersparnis zu bieten, und dann das Bestreben, das empfindliche Epithel in geschützte Tiefe zu verlagern, ohne doch dem Medium den Zutritt zu versperren.

Zum Zwecke der Oberflächenvergrößerung senkt sich bei allen Tierklassen die Sinnesplakode durch aktives Wachstum zur Grube ein (Geruchsgrübchen), und später erhebt sich das Epithel in verschiedener Weise zu Falten oder stülpt sich zu Blindsäcken oder Furchen aus, wodurch muschelförmige Einragungen abgeschnürt werden.

Geschützt wird der Sinnesbezirk dadurch, daß sich um die Grube ein Hautsaum erhebt, so daß ihr Eingang durch indifferentes Epithel gebildet wird, und dadurch, daß das ursprünglich hohe Epithel an besonders ausgesetzten Stellen — auf der Höhe von Falten — sich zu niedrigem umgestaltet. Schließlich hüllt ein sehr verschieden gestaltetes Knorpelskelett, das auch teilweise verknöchern kann, als „Nasenkapsel“ das Sinnesorgan ein und kann auch die Einragungen stützen (knorpelige, knöcherne Muscheln). Bei Luftatmern müssen sich noch zum Feuchthalten der die Sinneszellen tragenden „Schleimhäute“ Drüsen ausbilden, die entweder in diffuser Form im Epithel liegen oder als umfangreichere Packete aus demselben herauswandern.

Allgemeiner Bauplan.

Zum Verständnis der Entwickelung des Riechorgans ist es zweckmäßig, kurz auf seinen Bau bei den einzelnen Wirbeltierklassen hinzuweisen. Dabei ist im Auge zu behalten, daß unser Sinnesorgan nur bei den Fischen dem Riechsinn allein vorsteht; bei Amphibien und Amnioten hat es noch eine zweite Funktion zu erfüllen: es ist in den Dienst der Atmung getreten.

Bei den meisten Formen macht sich das Bestreben geltend, dem zu percipierenden Medium anstatt einer einfachen Grube eine Rinne oder einen Kanal zum Durchströmen zu bieten, wodurch ein stärkerer Wechsel bei leichterem Abfluß erreicht wird. Während die Lage dieser 2 Oeffnungen bei Fischen beliebig ist — sie finden sich bald nahe, bald entfernt vom Mundrande —, muß bei den Lungenatmern, bei welchen eben die Nase auch zum Atmungsorgan geworden ist, die eine Oeffnung stets ins Innere des Mundes verlegt werden. Die außen liegende Mündung heißt dann Apertura externa, Narine, die im Munde befindliche wird Choane, Apertura interna genannt. Die zwischen beiden bestehende Substanzbrücke erhält den Namen primitiver Gaumen (Palatum). Bei den Amnioten findet sich noch konstant ein sich von der medialen Wand der Nase abspaltendes Organ, das Jakobson'sche Organ (Organon vomeronasale).

So bildet sich bei den einzelnen Vertebratenklassen ein sehr verschieden gebautes Organ heran, und man hat hier gern Entwickelungsgeschichte und vergleichende Anatomie in Beziehung zu einander gebracht, indem man den fertigen Zustand des Geruchsorgans der „niederen“ Wirbeltiere in embryonalen Stadien der „höheren“ Klassen wiederzufinden glaubte, wenn auch wohl kaum mit Recht, da es mehr die embryonalen Verhältnisse sind, die eine gegenseitige Vergleichung zulassen.

So bleibt bei manchen Fischen das Riechorgan im Zustande einer Grube bestehen; bei Selachiern treten 2 seitliche Falten auf, welche das Organ bedecken. Auch bei Ganoiden und Teleostiern finden sich dieselben, verschmelzen aber miteinander, so daß ein Kanal mit 2 Oeffnungen entsteht, der entfernt oder nahe am Mundrande liegen kann. Diesen Zustand verglich man mit einem ähnlichen bei Amnioten während der Entwickelung auftretenden, ohne daß das ausgebildete Organ der Fische mit seinem reichen Faltensystem dem einfachen Kanal des Reptilienembryos gleichzustellen wäre. Von den Dipnoern an finden wir regelmäßig 2 Nasenöffnungen, von denen die hintere in dem Mund gelegen ist. Die Homologisierung dieser „Choane" ist, wie am Schlusse hervorgehoben werden wird (S. 75), kaum durchzuführen. Schon bei Amphibien verlegt eine seitliche Falte am Munddache die „Choanen" etwas nach hinten, ein Verhalten, das sich bei Reptilien und Vögeln noch durch weiteres Sichentgegenwachsen und teilweises Verwachsen dieser „Gaumenplatten" verschärft, und endlich bei den Säugern durch ausgiebiges Verwachsen dieser Fortsätze seinen Höhepunkt findet. So wird an Stelle der „primitiven Choane" eine weiter hinten gelegene „sekundäre Choane" die hintere Oeffnung der Nase, da der „primitive Gaumen" durch die erwähnten Platten, den „sekundären", zum „definitiven" Gaumen wird. Bei diesen Vorgängen wird zugleich ein Teil der primitiven Mundhöhle als „Nasenrachengang", Meatus naso-pharyngeus, zur Nase geschlagen.

Morphologischer Wert des Riechorgans.

Der morphologische Wert des Riechorgans wird verschieden beurteilt; die wichtigsten sich entgegenstehenden Hypothesen sind DOHRN's Kiemenspaltentheorie und v. KUPFFER's Plakodentheorie.

Die erstere nimmt an, daß man in Nase wie in Ohr, Hypophyse und anderen Organen rudimentäre Kiemenspalten zu erblicken hätte, wurde von PARKER und BLAUE angenommen, von MILNES MARSHALL ausgebaut und fand noch in MIHALKOVICS (98) einen Vertreter. Sie gründet sich hauptsächlich auf die Aehnlichkeit der Riechgrube mit einer äußeren Kiemenfurche, doch ist alles, was der englische Autor zu Gunsten der Hypothese, daß das Riechorgan die vorderste Kiemenspalte sei, ins Feld führte, sekundärer Natur: dies betrifft die Aehnlichkeit in Form und Aufbau von Riechorgan und Schlundspalte, sowie ihre synchrone Entwickelung; die Aehnlichkeit zwischen den SCHNEIDER'schen Falten der Selachiernase mit äußeren Kiemenfäden brachte ihn sogar dazu, diese beiden Gebilde zu homologisieren und für die verfochtene Idee zu verwenden.

Mit HOFFMANN, GEGENBAUR u. a. ist indes zu betonen, daß das Geruchsorgan als rein ektodermale Bildung mit einer Schlundspalte, die nachweislich allein vom entodermalen Darm ausgeht und das äußere Epithel höchstens sekundär zur Furche einzieht, nichts zu thun haben kann, und so muß die Hypothese, daß das Riechorgan eine rudimentäre Kiemenspalte sei, fallen gelassen werden.

KUPFFER dagegen fand, daß als erste Anlage eines jeden Sinnesorgans eine kuchenförmige Anschwellung des Ektoderms sichtbar würde, die er „Plakode" nannte. So kam er dazu, das Riechorgan mit anderen niederen Sinnesorganen in eine Reihe zu stellen, und dachte es sich aus einem solchen einfachen Zustand entwickelt.

Am Kopf fand Kupffer 2 Längsreihen von Plakoden, eine dorsolaterale und eine ventral-epibranchiale, die sich in der Gegend des vorderen Neuroporus treffen. Das Riechorgan (der Amphirhinen, s. unten S. 13) stellt das vorderste Paar der ersten Reihe vor, denen die Ganglien des Trigeminus, des Facialis + Gehörgrube folgen, während das Anfangsglied der letzteren Reihe von der Linse gebildet wird. Burckhardt (1901) ist übrigens geneigt, wegen des doppelten Olfactorius, wie er sich bei niederen Wirbeltieren und vielfach auch bei höheren findet, für das Riechorgan die Entstehung aus 2 miteinander verschmolzenen Plakoden anzunehmen.

Eine Reihe von Autoren homologisieren das Geruchsorgan mit den *Seitenorganen* oder mit den *epibranchialen Sinnesapparaten* und halten es für das Organ einer verloren gegangenen Kiemenspalte (Beard, Disse).

Wie man auch über diese Specialfrage denken mag, das ist sicher, daß *das Riechorgan mit den übrigen Sinnesapparaten in eine Linie zu stellen ist, daß es insbesondere der Linse und dem Ohr völlig zu homologisieren ist.* Dafür spricht

1) *die völlig gleiche Anlage (Plakode) und ähnliche Entwickelung.* Diese Gleichheit erstreckt sich auch auf die Modifikationen, denen die Bildung in den verschiedenen Wirbeltierklassen unterliegt und die stets in übereinstimmender Weise Nase, Linse und Ohr betreffen: Bei Vertebraten, deren Embryonen frühzeitig ein in 2 Schichten gespaltenes Hornblatt besitzen (Teleostier, Amphibien), beteiligt sich an der Entwickelung des Riechorgans wie der Linse und des Ohres allein die tiefere Lage (Sinnesschicht), während die obere Deckschicht unverändert über die Anlage hinwegzieht; ferner zeigen solche Formen, die sich bei Raummangel in engen Eiern entwickeln (Teleostier, Triton), Ohr, Linse und Riechorgan lange Zeit als stark gewuchertes solides Gebilde, das erst spät einen Hohlraum aufweist, der bei anderen Klassen sehr früh als Grübchen erscheint. Der einzige Unterschied in der Entwickelung von der der anderen Sinnesorgane besteht darin, daß das Organ sich nicht wie diese als Bläschen von seinem Mutterboden abschnüren kann, sondern in Gestalt einer Grube bestehen bleibt, da die Riechzellen direkt mit dem umgebenden Medium in Berührung kommen müssen. Natürlich muß zu diesem Zweck auch eine eventuell vorhandene „Deckschicht" über der Anlage zu Grunde gehen, während dies bei den geschlossenen Blasen der Linse und des Ohres nicht nötig ist;

2) wies Burckhardt (1901) nach, daß das *Riechorgan, die Linse und die Zirbel ähnliche Veränderungen am Gehirn hervorbringen,* indem sie einen Teil desselben ausziehen (Riechschlauch, Retina).

Van Wijhe (1886) nimmt an, daß das Riechorgan „*aus dem vorderen Neuroporus*" entsteht, und betrachtet es in Anschluß an die Monorhinie-Hypothese (s. unten S. 12) als Sinnesorgan, welches das durch das Rückenmark strömende Wasser prüfen sollte.

Viel verwertet wurde früher Blaue's Befund von *knospenähnlicher Anordnung der Riechzellen* in der Nase erwachsener Knochenfische und Amphibien resp. deren Larven. Der Autor glaubte diese Organe den Schmeckbechern gleichstellen zu können. Doch fand Madrid-Mureno, daß diese Anordnung erst sehr spät

auftritt, und da er sie bei Fischen, die sie im erwachsenen Zustand nicht besitzen, auch während der Entwickelung vermißt, so ist die Aehnlichkeit dieser Gruben mit Endknospen auf Konvergenz zurückzuführen und hat keinen phylogenetischen Wert.

Daß bei Wirbellosen kein Homologon des Geruchsorgans der Vertebraten zu finden ist, wird nicht wunder nehmen, wenn man sieht (s. unten S. 7), daß selbst Amphioxus nicht mit einem solchen Organ ausgestattet ist.

Historisches.

Die Entwickelung des Geruchsorgans ist im Vergleich zu der des Auges und Ohres von Anbeginn stiefmütterlich behandelt worden. Erst in verhältnismäßig später Zeit sind wir mit den interessanten Umbildungen, denen das Sinnesorgan während seines Bildungsganges unterworfen ist, bekannt geworden, und noch jetzt harrt manche Frage der Erledigung.

Ueber die ersten Autoren giebt Kölliker (1860) Auskunft.

C. E. v. Baer hat auch für unser Organ die erste richtige Darstellung der Entwickelung gegeben; er fand beim Hühnchen die Riechgruben, die sich getrennt von der Mundbucht anlegen; sie werden durch Zusammenstoßen der Oberkieferhälften und der Stirnfortsätze zu einem Nasenkanale umgewandelt und gelangen so in Verbindung mit der Mundbucht, von der sie durch den knöchernen Gaumen, bei Säugetieren vollständiger als bei Vögeln, wieder getrennt werden; er erkannte richtig, daß der percipierende Teil, das Labyrinth mit seinen Nebenhöhlen, von der ursprünglichen Riechgrube herrührte.

Dieser Anschauung gegenüber stand Meckel's Ansicht (1812, Pathol. Anatomie) lange in Ehren, daß das Riechorgan von Anfang an mit der Mundbucht in Verbindung stünde. Er übersah das erste Stadium, das Riechgrübchen, das Huschke, Reichert, Bischoff, Remak, Rathke beobachteten. Letzterer fand es bei Schaf, Knochenfisch, Eidechse, Hühnchen, Natter und beschrieb genau die Umbildung des Sinnesorgans.

Erst Kölliker brachte mit seinen Untersuchungen über das Geruchsorgan von Hühnchen und Mensch Baer's richtige Darstellung zur Geltung.

Weiterhin ist Dursy's Werk zu nennen, das einen Schatz von exakten Beobachtungen bietet; His beschrieb die Entwickelung der Nase des menschlichen Embryo.

Von neueren Autoren ist besonders Born zu erwähnen, der eine Reihe inhaltsreicher Studien über die Genese des Riechorgans bei Amphibien und Amnioten veröffentlichte, die allen diesbezüglichen späteren Mitteilungen zu Grunde lagen; v. Kupffer untersuchte die interessante unpaare Nase des Neunauges, Hochstetter korrigierte unsere Ansicht über die Bildung des Riechorgans der Säugetiere und des Menschen, und auch Mihalkovics widmete unserem Gebiet mehrere Aufsätze.

Immerhin ist dasselbe im allgemeinen nicht eben sehr eingehend bearbeitet worden, oft finden sich in Monographien nur kurze Bemerkungen über die Entwickelung des Geruchsorgans. Die einzige alle Wirbeltierklassen umfassende Darstellung gab Balfour in seiner vergleichenden Embryologie.

Die Entwickelung des Geruchsorgans (inkl. des Gaumens und Jakobson'schen Organs) in der Reihe der Wirbeltiere.

I. Monorhinie.

1. Amphioxus.

Bei Amphioxus werden verschiedene unpaarige Gebilde als Riechorgane bezeichnet. Die meisten Autoren nehmen die Flimmergrube, die Kölliker am vorderen Neuroporus entdeckte, dafür in Anspruch (Kölliker, Kupffer, Hatschek (1892), Van Wijhe), andere (Hatschek (1884), Legros) ein Cilienorgan, welches an der rechten Seite der Chorda liegt und in das Räderorgan, und mit diesem in die dorsale Wand der Mundhöhle mündet.

Diese Deutungen gründen sich allein auf Aehnlichkeiten in der Lage der fraglichen Gebilde mit der Stellung des unpaaren Riechsacks der Neunaugen in erwachsenem Zustande (Kölliker) oder während der Entwickelung. Da aber die Monorhinie der Cyclostomen wohl als sekundär entstanden anzunehmen ist (s. u. S. 13), eine Abstammung des Lanzettfischchens von dieser Gruppe aber doch ausgeschlossen werden kann, so ist der Homologisierungsversuch einer dieser unpaaren Wimpergruben mit dem paarigen Riechorgan der Cranioten wohl von der Hand zu weisen. Dies stimmt mit der Thatsache überein, daß Amphioxus auch in Bezug auf die übrigen Sinnesorgane keinerlei Anknüpfungspunkte an die bei anderen Wirbeltieren sich findenden Verhältnisse bietet.

Natürlich erscheint es danach vergeblich, bei Wirbellosen nach einem Homologon des Geruchsorgans der Vertebraten zu forschen; bei Ascidien wird gewöhnlich das Tuberculum dorsale so bezeichnet, doch will Legros auch diesen Vergleich nicht gelten lassen.

Kurz sei hier auf die Entwickelung der als Riechorgan gedeuteten Gebilde des Amphioxus hingewiesen.

1) Kölliker's Flimmergrube. Bei jüngeren Embryonen liegt das Centralnervensystem dicht unter der Haut und mündet vorn durch einen dorsalen Porus nach außen. Diese Oeffnung rückt während der Entwickelung auf die linke Seite, und erst dann entsteht mit dem Entfernen des Nervenrohrs von der Haut eine von letzterer gebildete Wimpergrube, an deren Grund sich der Neuroporus noch bei jüngeren Tieren öffnet. Die Grube erhält einen kurzen unpaaren Nerv.

Dies Organ wurde früher von Hatschek (1884) dem äußeren Ende des Zirbelkanals der Cranioten gleichgestellt, später (1892) dem Riechorgan und der Hypophyse; Willey homologisierte es der Hypophyse der übrigen Wirbeltiere und Tunicaten.

2) Hatschek's (Andrews) Ciliengrube. Hatschek (1884) hielt das nach ihm benannte Gebilde für ein Geruchs- oder Geschmacksorgan und sah in ihm einen Teil der Hypophysis der Cranioten. Legros glaubte auf entwickelungsgeschichtlichem Wege die Homologie mit dem Riechsack von Petromyzon durchführen zu können. Nach ihm entsteht das Organ aus einem Teil einer Verdickung, die sich an der linken Seite der Larve im Ektoderm bildet (s. Fig. 2a), nach caudal und dorsal zu wächst und sich in drei Teile spaltet: vorn gliedert sich die fossette

préorale ab, die durch eine Zwischenplatte von der weiter hinten gelegenen larvalen Mundöffnung geschieden wird. Die erstere wächst von der linken Seite nach rechts herüber, vertieft sich und ihre Oeffnung vergrößert sich (s. Fig. 2b). Sie teilt sich wieder a) in einen ventralen Abschnitt aus welchem das Räderorgan hervorgeht, und b) einen dorsalen Teil, der seinerseits 2 Ausstülpungen bildet (s. Fig. 2c):

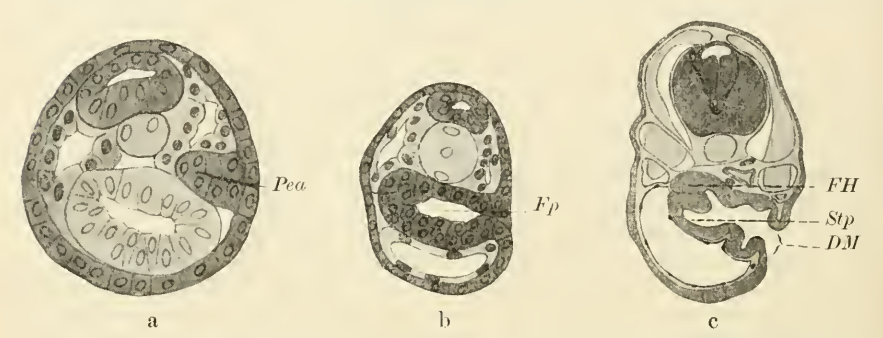


Fig. 2a—c. Schnitte durch den Vorderkörper von Amphioxuslarven von 0,37 mm, (a Vergr. 650 : 1), 1 mm (b, 650 : 1), und 3,6 mm (c, 220 : 1) nach LEGROS. *DM* definitive Mundspalte. *FH* HATSCHEK'sche Grube. *Fp* Fossa larvalis praeoralis. *Pea* vorderer Teil der Ektodermverdickung. *Stp* stomodäaler Teil der präoralen larvalen Grube.

links caudal entsteht ein Gang (Nephridium HATSCHEK), der sich in den Pharynx öffnet, dann seine Verbindung mit dem ektodermalen Mutterboden verliert und nach LEGROS das Homologon der Hypophyse der Neunaugen darstellt; vorn entwickelt sich endlich auf der rechten Seite der Einstülpung eine Grube, deren Bekleidung lange Zellen mit starren Haaren bilden: die Sinnesgrube, das Geruchsorgan LEGROS'. Durch die Bildung von 2 seitlichen Lippen wird der ganze Komplex in die Tiefe verlagert, und die Flimmergrube mündet in eine Mundrinne, die erst nach links, am Ende der Metamorphose aber direkt ventral schaut.

LEGROS' Deutung dieser Wimpergrube gründet sich auf die ähnliche Entstehung der Riechgrube bei Ammocoetes vor der Mundbucht, und seine Schemata machen diesen Vergleich sehr einleuchtend; indes verbietet sich die Annahme dieser Erklärung schon dadurch, daß HATSCHEK sein Sinnesorgan durch den Zweig eines Spinalnerven innerviert fand. Auch bestreitet MAC BRIDE die ektodermale Entstehung der Flimmergrube; die ganze fossette préorale soll sich nach ihm aus der linken Kopfhöhle entwickeln. VAN WIJHE (1901, in PETRUS CAMPER I) hält das Organ für eine Drüse, homolog dem vorderen Lappen der Hypophyse der Cranioten und einem Teil der Neuraldrüse der Tunicaten.

2. Cyclostomen.

a) Petromyzonten.

Die erste Andeutung des Riechorgans findet sich bei Petromyzon Planeri am Vorderende des Kopffortsatzes als eine unpaare Platte verlängerter Zellen, und zwar nach völliger Ablösung des Gehirns, aber vielleicht an der Stelle seines letzten Zusammenhanges mit dem Exoderm (LUBOSCH). Die Zeit des ersten Auftretens wird verschieden angegeben, da die Eier sich je nach der

Temperatur sehr verschieden rasch entwickeln: Dohrn giebt dafür den 3. Tag an, Kupffer den 5., Lubosch den 8. Diese undeutlich begrenzte Riechplakode (s. Fig. 3) ist ventral durch eine kurze Strecke indifferenten Epithels, eine Zwischenplatte, von einer zweiten Verdickung getrennt, welche dem vorderen Chordaende gegenüberliegt und zur Hypophysis wird.

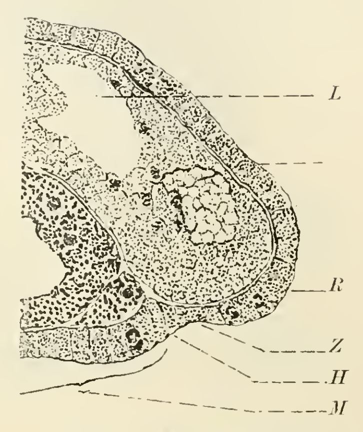


Fig. 3. Medianschnitt durch den Kopf eines 10 Tage alten Ammocoetes. Vergr. 150 : 1. Nach Lubosch (1901). *R* Riechplatte. *H* Hypophysenanlage. *M* Mundplatte. *L* Gehirnlumen. *Z* Zwischenplatte.

Die allgemein angenommene Kupffersche Beschreibung der ersten Entwickelungsvorgänge unterscheidet sich in zwei wesentlichen Punkten von der eben gegebenen. Einmal bezeichnet v. Kupffer die Stelle, an welcher das Medullarrohr am längsten mit der Haut in Verbindung steht, bereits vor Abschnürung des ersteren als Riechplakode, obgleich eine Verdickung der Zellen des Ektoderms noch nicht nachweisbar ist. Dann beschreibt er als Zuwachs zu dieser medianen Anlage 2 seitlich ihr eng anliegende Verdickungen, welche in der Bildung des Geruchsorgans mit aufgehen, so daß sich dasselbe aus 3 Teilen bilden soll. Doch findet sich bei keinem Autor eine bestätigende Angabe dieses Befundes, und auch ich vermochte die seitlichen Plakoden, denen v. Kupffer eine weittragende Bedeutung zuerteilt, an Präparaten des Herrn Dr. Lubosch nicht zu entdecken. Auch den von v. Kupffer angegebenen unpaaren Riechnerv, ein Faserbündel, das zeitweise zur unpaaren Riechgrube ziehen soll, hat niemand wieder beobachtet.

Die Riechplatte verdickt sich weiterhin und stülpt sich am 10. bis 12. Tag (Lubosch) durch aktives Wachstum nach der Dorsalseite zu ein, eine ventral offene Grube bildend, wie andererseits auch die Hypophyse, deren Abgrenzung gegen die Geruchsplatte undeutlicher wird, sich nach ventral zu einsenkt. Durch tiefere Verlagerung beider Anlagen entsteht ein scheinbar einheitliches Organ mit weiter Oeffnung und dorsalem und ventralem Blindsack, die aber getrennt von einander entstehen: die Verbindung von Riechgrube mit der Hypophyse ist sekundär.

Unterdes hat das Geruchsorgan auch an seitlicher Ausdehnung gewonnen, so daß es auf dem Querschnitt queroval erscheint.

Während die beiden Blindsäcke anfangs eine ventrale Lage innehatten, wandern sie allmählich mit der Ausbildung der Oberlippe auf die Dorsalseite des Kopfes; zugleich verengert sich ihre gemeinsame Oeffnung (s. Fig. 4, 5).

In diesem Zustande erhält sich das Riechorgan lange Zeit. Erst bei Larven von 10 cm Länge (Scott) tritt eine mediane Verdickung auf, welche das bisher unpaarige Organ in zwei seitliche Partien scheidet, die allmählich durch ein Septum getrennt werden. Diese Scheidewand, welche von dorsal her einwächst, trägt auf dem First indifferentes Säulenepithel und sticht so deutlich von den hohen Sinnes-

zellen ab, welche die beiden immer tiefer werdenden Kammern bekleiden (s. Fig. 6). Unterdes hat sich um die Oeffnung eine Erhebung von Dermis und Epidermis gebildet, welche durch starkes Wachstum Nase und Hypophyse in die Tiefe verlagert, so daß ein ziemlich langer Einführungskanal entsteht.

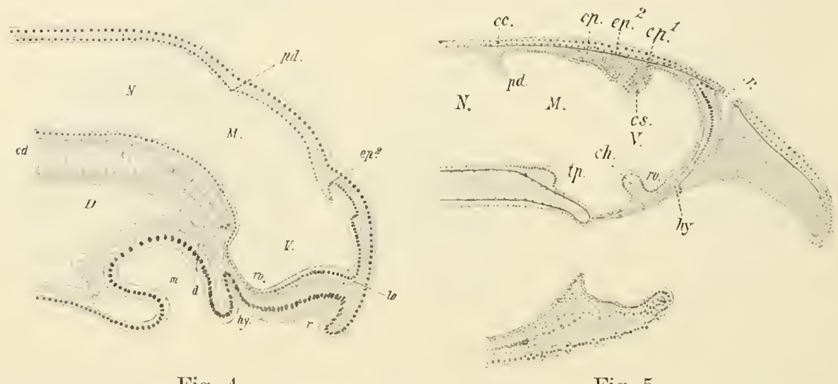


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Medianschnitt durch den Kopf von Ammocoetes am 8. Tage, nach Kupffer (1894). *r.* Riechsack. *hy.* Hypophysengang. *lo.* Lobus olfactorius. *M.* Mundbucht.

Fig. 5. Medianschnitt durch den Kopf eines Ammocoetes von 6 mm Länge, nach Kupffer (1894). *r., hy.* wie in Fig. 4.

Bis zum Eintritt der Metamorphose ist aber das Geruchsorgan einfach gestaltet — Ammocoetes braucht als Schlammbewohner wohl kein komplizierter gebautes (Dohrn) — und besitzt nur eine dorsale Falte. Die Angaben Langerhans', daß schon der Querder seitliche Einragungen besitze, beruhen nach Kaensche auf einem Irrtum, doch giebt auch Bujor 2 sehr kleine seitliche Falten zu.

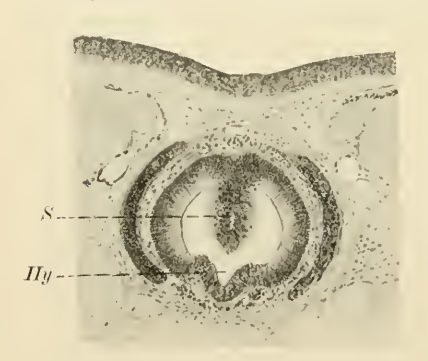


Fig. 6. Schnitt durch das Nasenrohr eines Ammocoetes Planeri von 15,5 cm Länge. Vergr. 60 : 1. *Hy* Hypophysengang. *S* Septum. Wie Fig. 8 nach einem Präparat von Prof. Schaper.

Während der Umwandlung entstehen weitere Faltenbildungen, erst an der Seite, dann zwischen den schon vorhandenen, so daß eine Reihe von Kammern gebildet wird, deren anfangs ungleich hohe Zwischenwände allmählich dieselbe Tiefe erlangen (s. Fig. 7a, b). Die Mittelfalte wird mächtiger und verwächst streckenweise mit dem Boden (Kaensche), so daß die Verbindung zwischen Einführungsgang und Hypophyse durch 2 seitliche Rinnen am Boden der Nasensäcke gegeben werden muß. Dies veranlaßte wohl Calberla zu der falschen Annahme, daß der Nasengaumengang paarigen Ursprungs sei; die paarigen Säcke vereinigten sich weiter hinten. Jede Tasche verlängert sich nach hinten und läßt Drüsen aussprossen.

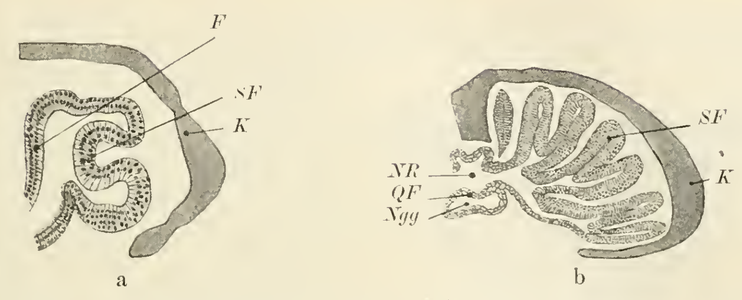


Fig. 7. Querschnitte durch die rechte Seite der Nasenhöhle von Ammocoetes am Beginn (a), und Ende (b) der Metamorphose. Nach KAENSCHE (1889). *K* Knorpelkapsel. *MF* Mittelfalte. *Ngg* Nasengaumengang. *NR* Nasenrohr. *QF* Querfalte im Nasenrohr. *SF* seitliche Falten.

Der Hypophysengang, der streckenweise lumenlos ist (Fig. 8), wächst stark nach hinten, wobei der mediane Teil etwas gegen die seitlichen Abschnitte zurückbleibt. Das Eingangsrohr des Nasensackes erhält statt des Wimperepithels eine mehrschichtige, nicht flimmernde Auskleidung und bildet an der Mündung des Geruchsorgans eine ventral entspringende Querfalte aus (KAENSCHE).

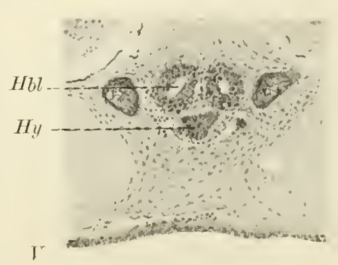


Fig. 8. Schnitt durch den Hypophysengang (*Hy*) und die hinteren Blindsäcke (*Hbl*) eines Ammocoetes von 15,5 cm Länge. Vergröß. 60 : 1. *V* ventrale Wand.

Noch eines Organes ist kurz zu gedenken. Bereits bei Ammocoeteslarven von 12,5 cm Länge fand SCOTT ein kleines Divertikel am hinteren unteren Ende der Riechgrube, am Uebergang in den Hypophysenkanal, das sich ebenfalls in 2 Säcke teilt. Ein Stadium von 15,5 cm Länge zeigt dieselben (s. Fig. 8) als caudale Verlängerungen der Nasensäcke, nicht mit Sinnesepithel bekleidet und dorsal vom lumenlosen Hypophysengang gelegen. Erst nach der Metamorphose bilden sich aus diesen Ausstülpungen Drüsen, die sich unter der Nasenhöhle, aber im Bereich der Nasenkapsel finden. SCOTT vergleicht dies Gebilde, entschieden mit Unrecht, mit dem JAKOBSON'schen Organ der Amnioten.

b) Myxinoiden.

Bei dem Myxinoiden Bdellostoma geht nach v. KUPFFER die erste Anlage des Riechorgans an wesentlich anderer Stelle vor sich als beim Neunauge: die auch hier einheitliche mediane Plakode entsteht schon, bevor das Gehirn sich vom Ektoderm völlig abgeschnürt hat, und zwar ventral von dem offenen Neuroporus, wie beifolgende Kopie zeigt (s. Fig. 9).

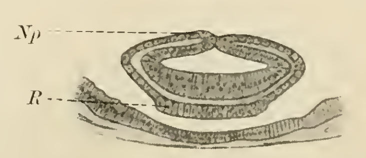


Fig. 9. Schnitt durch den Vorderkopf eines Bdellostoma-Embryos von 1 cm Länge, nach KUPFFER (1900). *Np* Neuroporus. *R* Riechplatte.

Die weitere Ausbildung — Verbindung mit der Hypophyse, Einsenkung — unterscheidet sich nicht von den bereits für Petromyzon dargestellten Verhältnissen. Der Blindsack ist an-

fangs von der Einstülpung der Hypophyse durch einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum getrennt. Während sich an letzterer interessante Vorgänge abspielen — Abschluß des Blindsackes vom ventral gelegenen Darm durch 2 median sich vereinigende Falten, Archipalatum, Umgestaltung der Rinne zu einer beiderseitig offenen Röhre, deren hinteres Ende obliteriert und sich sekundär wieder öffnet —, spalten sich vom stark verlängerten Nasensack 2 vordere blinde Ausstülpungen ab, und auch weiter caudal zeigt ein ventrales Septum eine Zweiteilung an (s. Fig. 10). Weiterhin mündet das Geruchsorgan in den Hypophysengang. Nach Price (1896) teilt sich jeder der Blindsäcke in 3—4 sekundäre Taschen.

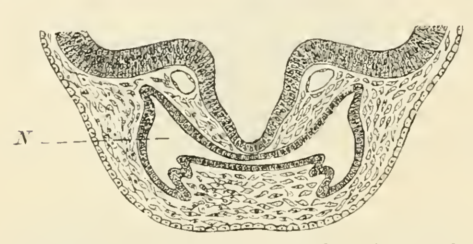


Fig. 10. Schnitt durch die Nasensäcke (N) eines älteren Bdellostoma-Embryos, nach Kupffer (1900).

Monorhinie und Amphirhinie.

Um diese eigentümliche von Beginn an bestehende Unpaarigkeit des Riechorgans der Cyclostomen mit dem bei Gnathostomen stets bilateralen Auftreten in Einklang zu bringen, sind von verschiedenen Autoren Hypothesen aufgestellt worden.

Die weiteste Verbreitung hat die von v. Kupffer in verschiedenen Schriften verteidigte gewonnen.

v. Kupffer verlegt, wie erwähnt, die Riechplakode des Ammocoetes an die Stelle des letzten Zusammenhangs zwischen Ektoderm und Gehirn und homologisiert diese Anlage mit der Kölliker'schen Flimmergrube am vorderen Neuroporus des Amphioxus. Zu dieser medianen Verdickung sollen bei Petromyzon später 2 seitliche Plakoden hinzukommen, die dem Lanzettfischchen fehlen. Auch bei Gnathostomen findet v. Kupffer am vorderen Neuroporus eine Ektodermanschwellung, welche er der unpaaren Anlage der Neunaugen gleichsetzt: doch schwindet diese bald, und die seitlichen Riechfelder lassen hier allein das Sinnesorgan hervorgehen. Somit wäre eine vollständig befriedigende Entwickelungsreihe für die verschiedenen Formen der Riechorgane der Wirbeltiere gefunden: Amphioxus ist rein monorhin, Petromyzon ist es anfangs gleichfalls, bildet dann aber den Uebergang, indem eine unpaare und 2 paarige Anlagen in der Bildung der Nase aufgehen, und auch die Gnathostomen machen erst ein Monorhiniestadium durch: ihre Amphirhinie tritt erst später ein und ist vollständig, indem die mediane Plakode sich nicht mehr am Aufbau des Sinnesorgans beteiligt.

Dieser so geistreichen Hypothese ist entgegenzuhalten:

1) daß nach v. Kupffer selbst die unpaare Riechplatte bei Bdellostoma ventral vom Neuroporus entsteht und bei Petromyzon erst nach Abschnürung des Medullarrohrs angelegt wird (Lubosch), daß also eine Homologie mit der Flimmergrube des Amphioxus unmöglich ist,

2) daß die für die Theorie geforderten paarigen Riechplakoden des Ammocoetes nicht bestätigt worden sind,

3) endlich, daß die bei vielen Wirbeltierembryonen in Erscheinung tretende Neuroporusverdickung — ich konnte sie bei Acanthias, Lacerta (s. Fig. 40, *IV*; in Fig. 1 ist ihre Ausdehnung durch eine gestrichelte Linie angegeben) und in modifizierter Form bei Gallus und Sus nachweisen — zeitlich zum Auftreten der paarigen Riechfelder in wechselndem Verhältnis steht und nicht den Charakter einer Sinnesplakode trägt, also mit einer unpaaren Geruchsanlage nichts zu thun hat. Sie ist als Stauungswulst aufzufassen, welcher durch die sich schnell entgegenwachsenden Lippen des Neuroporus entsteht, wie ähnliche Verdickungen auch beim Schluß der Linse und des Ohrgrübchens in der Epidermis zurückbleiben.

Somit ist v. Kupffer's Hypothese von der primären Monorhinie der Gnathosomen zurückzuweisen, und ebenso ist eine Homologisierung der unpaaren Riechanlage der Cyclostomen mit der an anderer Stelle sich entwickelnden Neuroporusflimmergrube des Amphioxus unmöglich.

Dies fühlte auch Legros und ließ bei seiner Deutung die Lage des Neuroporus ganz außer acht. Indes ist auch sein Vergleich nicht anzunehmen, aus Gründen, die bereits oben angegeben wurden.

Der von Anfang an doppelte Riechnerv der Cyclostomen legt dagegen den Gedanken sehr nahe (Scott), daß dieselben von amphirhinen Tieren abstammen, daß also die Urform des Riechorgans, wie die der Linse und des Ohres, eine bilaterale war. Die Monorhinie entwickelte sich sekundär, vielleicht in Verbindung mit dem Parasitismus dieser Tiere. Auffallend ist allerdings, daß sich im peripheren Organ, in seiner frühesten Anlage wenigstens, keine Andeutung eines bilateralen Baues zeigt. Bald scheidet sich zwar das Organ in 2 Kammern, doch muß man gestehen, daß ein entwickelungsgeschichtlicher Beweis für obige Annahme noch nicht zu erbringen ist.

Calberla nimmt zwar an, daß die Nase des Neunauges von Anfang an paarig ist, doch hat er sicher nur spätere Entwickelungsstadien (15. Tag) untersucht.

Somit ergiebt sich, daß Amphioxus kein Homologon des Riechorgans der Cranioten besitzt, wie ihm auch ein solches für Auge und Ohr fehlt, und daß die Unpaarigkeit der Cyclostomennase wahrscheinlich als sekundär anzusehen ist, daß somit die Nase wie Linse und Ohr von Beginn an ein paariges Organ war.

II. Amphirhinie.

1. Selachier.

Bei Acanthias läßt sich, noch bevor eine Andeutung der Linsenverdickung sichtbar wird (3 mm Länge), zu beiden Seiten des offenen Neuroporus, an der Dorsalseite des Kopfes gelegen und zugleich seitwärts schauend, eine unscharf begrenzte Plakode erkennen, die von den Lippen der genannten Oeffnung deutlich getrennt ist (Berliner). Als erste Anlage des Riechfeldes dokumentiert sie sich dadurch, daß die Zellen wie bei allen Sinnesplakoden eine cylindrische Gestalt annehmen und ihre Kerne auf der Mesodermseite tragen, so daß ein kernloser Protoplasmasaum sich auf der freien Fläche findet.

Die Zellplatte verdickt sich durch Vermehrung ihrer Elemente und senkt sich bald zu einer mit scharfer Spitze nach innen und dorsal gerichteten Bucht ein (s. Fig. 11). Diese Grube vertieft sich beträchtlich und weitet sich besonders nach der Kopfspitze zu aus, so daß bei einem Embryo von 25 mm Länge ein tiefer, fast glattwandiger Blindsack entstanden ist, der von dem in Fig. 12 dargestellten Organ (Acanthias, 27 mm Länge) in seiner Gestalt wenig verschieden ist: die den Eingang einengenden seitlichen Falten sind noch nicht gebildet, dagegen deuten leichte Unebenheiten der inneren Wand des Epithels den Beginn der Schneider'schen Falten (s. u.) an.

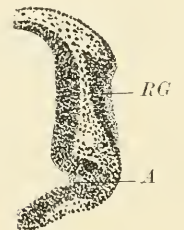
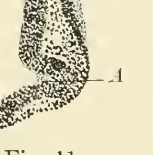



Fig. 11.



Fig. 12.

Fig. 11. Schnitt durch den Vorderkopf eines Acanthias-Embryos von 8,2 mm Länge. Vergr. 50:1. *A* Augenblase. *RG* Riechgrube.

Fig. 12. Modell des rechten Geruchssackes eines Acanthias-Embryos von 27 mm Länge, von außen. Nach Berliner (1902). *m* medialer, *l* lateraler Wulst. *SF* Schneider'sche Falten. Gestrichelt die Grenze zwischen Sinnes- und indifferentem Epithel.

Die Lage des Riechorgans verändert sich erheblich. Von der Dorsalseite des Kopfes wandert die seichte Grube allmählich lateral und mit dem Tieferwerden auf die ventrale Seite hinab, auf welcher sie liegen bleibt, bei Acanthias nahe an der Spitze, bei anderen Selachiern mehr dem Munde zu gerückt.

In dem modellierten Stadium der Fig. 12 stellt sich das Geruchsorgan als ein umfänglicher Blindsack dar, der allein durch aktive Einsenkung der ursprünglichen Sinnesplatte entstanden ist, da er in seiner ganzen Ausdehnung aus Riechepithel besteht und das deutlich abzugrenzende indifferente Epithel des Kopfes nur bis an seine Mündung heranreicht; eine schwarz gestrichelte Linie giebt in der Figur die Grenze beider Zellarten wieder. Der Geruchsack besitzt eine etwa rhombisch gestaltete Innenfläche, welche dem Gehirn anliegt; ihr größter Teil fällt auf den tiefen apikalen Blindsack, an welchen der Riechnerv herantritt; nach dem Mund zu läuft die Einsenkung flach aus. Dort liegt demnach der schmale Eingang in das Organ, der schräg gelagert ist, — er neigt sich der Medianen zu etwas nach hinten, — und durch 2 seitliche knopfförmige Hervorragungen bisquitförmig eingeschnürt wird.

Diese Gestalt behält das Geruchsorgan während der weiteren Ausbildung im Prinzip unverändert bei, nur die den Eingang verengenden Falten wachsen einander entgegen, bis sie sich als dünne Lappen überlagern und eine unvollkommene Scheidung der Oeffnung in zwei hervorbringen, wodurch der Sinnesbezirk zugleich in geschützte Tiefe verlagert wird. His (A. L. III, 11, 1892) hat diese medialen und lateralen Zipfel als inneren Nasenfortsatz und Oberkiefer-

fortsatz bezeichnet, während KEIBEL den letzteren richtiger lateralen Nasenfortsatz nennt. Ueber ihr Verhalten zu den gleich benannten Gebilden der Amnioten wird am Schlusse berichtet (S. 35 u. 75).

Im Inneren des Riechsackes sind während dieser Vorgänge wichtige Veränderungen vor sich gegangen. Während die Innenwand des Organs eines 25 mm langen Acanthias-Embryos noch fast völlig glatt war, läßt das wenig ältere modellierte Stadium an der Innenseite eine Reihe niedriger, parallel gestellter schmaler Erhebungen erkennen, die sich auf dem Schnitt (s. Fig. 13) als Falten des Sinnesepithels kundgeben (SCHNEIDER-sche Falten). Sie entstehen aus hohlen Einwucherungen des Epithels und zwar völlig unabhängig vom Mesodermgewebe, das erst sekundär in die Erhebungen eingewandert (BERLINER).

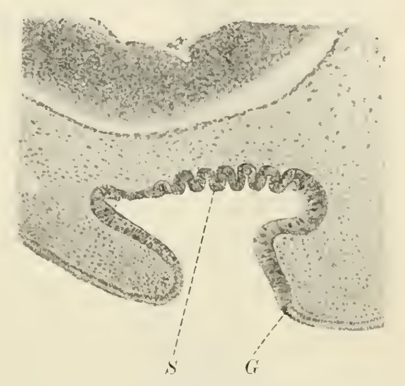


Fig. 13. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Acanthias-Embryos von 27 mm Länge. Vergr. 50 : 1. Nach BERLINER (1901). *G* Grenze zwischen Sinnes- und indifferentem Epithel. *S* SCHNEIDER'sche Falten.

Diese Faltenreihe liegt dem Eingang in die Riechgrube gerade gegenüber und zieht von der unteren medialen Ecke der rhombischen Innenfläche durch die große Diagonale nach der seitlichen Spitze zu. Sehr bald gesellt sich zu dieser ersten Reihe eine zweite, die unabhängig von jener entsteht und stets durch einen Streifen glatten Sinnesepithels von ihr geschieden ist. Sie zeigt sich zuerst an der stumpfen medialen, apikalen Ecke der Innenwand und nimmt in der Folge den oberen, der Kopfspitze zu gelegenen Abschnitt des Geruchsorgans ein, während die zuerst angelegte sich über den unteren Teil verbreitet.

Die SCHNEIDER'schen Falten, anfangs niedrig und in geringer Zahl vorhanden, werden immer mächtiger und vermehren sich auch beträchtlich, so daß sie, den ganzen Blindsack ausfüllend, bis an dessen Außenseite reichen, welche keine derartigen Komplikationen erleidet (s. Fig. 14).

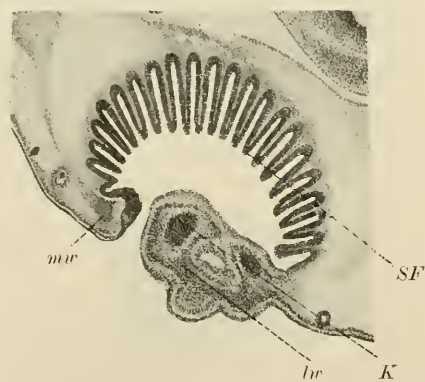


Fig. 14. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Acanthias-Embryos von 47 mm Länge. Vergr. 50 : 1. Nach BERLINER (1902). *K* Knorpel. *mw* medialer, *lw* lateraler Wulst. *SF* SCHNEIDER'sche Falten.

Auch die anderen daraufhin untersuchten Haifische, Pristiurus und Spinax, besitzen 2 Reihen von Falten, die in ähnlicher Weise übereinander liegen. Bei Pristiurus, bei welcher Form die zweite Reihe anfangs rein medial gelagert ist, stehen beide Gruppen im caudalen medialen Winkel miteinander in Zusammenhang, hier schon von Anfang an.

Durch diese Erhebungen wird eine außerordentliche Vergrößerung der percipierenden Fläche bedingt; vermehrt wird dies noch dadurch, daß die hohen Falten in späteren Stadien kleine Seitenäste treiben können (Mustelus, Acanthias), wodurch der Schnitt ein äußerst zierliches Bild darbietet. Sie stellen übrigens eine nur den Selachiern zukommende Einrichtung dar.

2. Teleostier.

Die folgenden Angaben über die Entwickelung des Geruchsorgans der Knochenfische beziehen sich auf Salmoniden, die einzige Familie, über welche sich in der Litteratur unser Gebiet berührende Berichte vorfinden, die allerdings nur kurz und unvollständig sind (HOFFMANN, HIS, HOLM).

Die erste Andeutung des Riechorgans kann man bei der Forelle schon im Stadium IX (KOPSCH, 18 Ursegmente) erkennen. In den dichten Ektodermmassen, die an der Kopfspitze des Embryo im Winkel zwischen dem soliden Gehirn und der eben ihr Lumen erhaltenden Augenblase eingeklemmt sind, zeichnen sich die dem Nervenrohr anliegenden Zellen durch längliche Kerne und rege Teilungsprozesse aus, so daß man in ihnen die Anlage der künftigen Riechplatte vermuten darf. Wenn später die ektodermalen Zellmassen an Mächtigkeit verloren haben, erkennt man in der That an derselben Stelle die Sinnesschicht des Ektoderms, das sich bekanntlich bei Teleostiern bereits vor Anlage der Sinnesorgane in 2 Lagen spaltet, in einem ziemlich scharf begrenzten Bezirk zu langen Elementen umgestaltet und in mehrere Schichten angehäuft. Diese „Riechplatten" liegen der Augenblase und dem Gehirn eng an (s. Fig. 15), sind aber voneinander durch indifferentes Epithel getrennt. Die Deckschicht zieht unverändert über diese Anlage hinweg und beteiligt sich nicht an derselben, wie sie auch zur Bildung von Linse und Ohrblase nicht herangezogen wird.

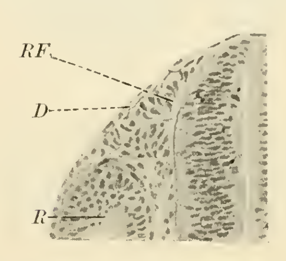


Fig. 15. Querschnitt durch das Riechfeld eines Forellen-Embryos, Stadium XI (KOPSCH 1898). Vergr. 200 : 1. *D* Deckschicht. *RF* Riechfeld. *R* Retina.

Allmählich schiebt sich das Mesoderm nach der Spitze des Kopfes zu vor und drängt die sich schnell verdickenden Sinnesplatten erst von den Augenblasen und dann vom Gehirn los, so daß dieselben sich schärfer aus ihrer Umgebung herausheben. Ihre Elemente ordnen sich knospenförmig an; die tiefer gelegenen Zellen bewahren ein rundliches Aussehen, während die peripheren sich zu langen Spindeln ausziehen, welche ihre Kerne basalwärts tragen und einen breiten kernfreien Protoplasmasaum zeigen (s. Fig. 16).

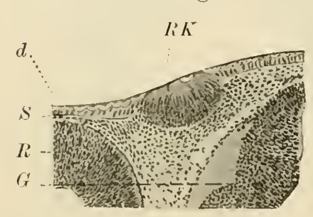


Fig. 16. Schnitt durch die Riechknospe eines Forellen-Embryos von 7 mm Länge. *D* Deckschicht. *G* Gehirn. *Rk* Riechknospe, welcher eine degenerierte Deckschichtzelle aufliegt. *R* Retina. *S* Sinnesschicht.

Während dieser Vorgänge geht die Deckschicht, deren Zellen blasig aufgetrieben sind, über dem Riechepithel zu Grunde, so daß die

Sinnesschicht frei an der Oberfläche liegt. Diese Erscheinung kehrt überall wieder, wo allein die Sinnesschicht die Anlage des Riechorgans bildet: die Riechzellen müssen natürlich an die Oberfläche gelangen, um ihre Funktion ausüben zu können. Die Atrophie beginnt über der Mitte der Knospe und schreitet nach der Peripherie vor. Die obere Schicht hört scharf begrenzt am Rande der Riechplatte auf; anfangs zeigen allein versprengte in der Mitte der Anlage liegende Zellen (s. Fig. 16) oder Rudimente derselben sowie ein schwacher Pigmentsaum an, daß hier keine Verwachsung der beiden Schichten stattgefunden hat, sondern daß die obere zu Grunde gegangen ist.

Erst jetzt (Forellenembryo von 7 mm Länge) tritt in der Mitte des dicken, knospenförmigen Zellhaufens eine kleine Grube auf, sehr spät im Vergleich mit der Aushöhlung der Anlage bei anderen Tierklassen, aber durchaus im Einklang mit dem späten Erscheinen des Lumens im Nervenrohr und den anderen Sinnesorganen der Knochenfische, und zugleich beginnt das Organ seine Lage zu verändern. Die Grube vertieft sich immer mehr, teils durch weitere Aushöhlung des Sinnesbezirks, hauptsächlich aber infolge Ueberwölbung desselben durch die äußere Haut, deren Grenze durch die fest mit der Unterlage verwachsene und mit scharfen Rande aufhörende Deckschicht kenntlich ist.

Diese drei ineinander greifenden Prozesse der Wanderung des Organs, der Veränderungen in der umgebenden Epidermis und dem Sinnesepithel selbst sind aus praktischen Rücksichten getrennt zu behandeln.

In erster Anlage findet sich das Organ rein ventral gelagert, vor der weit hinten gelegenen Mundbucht, welcher auch die tiefste Stelle der Einsenkung zur Grube zusieht (His' Figuren geben dies nicht deutlich an). Allmählich wandert es nach der Seite, gelangt vor das Auge, rückt aber noch weiter und bleibt auf der Dorsalseite des Kopfes liegen (s. Fig. 17). Dabei dreht es sich so, daß der anfangs nach hinten der Mundbucht zu gelegene Pol nach unten und vorn gelangt und damit dem spitzenwärts wandernden Munde stets benachbart bleibt. Es ist für die Beurteilung der beiden Oeffnungen der Fischnase von' Wichtigkeit, darauf hinzuweisen, daß trotz der Verlagerung von der Ventralseite nach dorsal die relative Lage zur Mundöffnung gewahrt wird. Ebenso ändert sich, wie bei allen Tierklassen, die Lage zum Gehirn; erst liegt das Organ im Bereiche desselben, dann spitzenwärts von ihm.

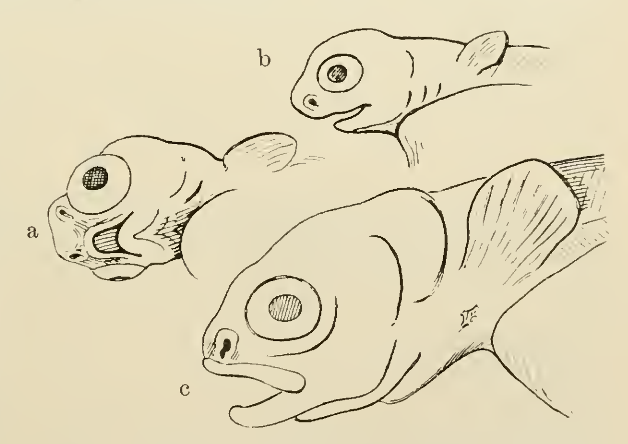


Fig. 17. Köpfe junger Lachsembryonen. Vergr. 10 : 1. Nach His (1892). a, b 12—14, c 20 cm lang.

Wie erwähnt, wird das Sinnesepithel durch Wucherung der umgebenden Partien in die Tiefe verlagert. Es wachsen von den beiden Seiten der längsgestellten Grube 2 Fortsätze aus, welche die Oeffnung des Riechorgans erst beengen, so daß es eine Sanduhrform annimmt, dann aber einander entgegenwachsen und verschmelzen (s. Fig. 17 u. 18), so daß die tief eingegrabene Grube 2 Oeffnungen erhält, die sich mit dem allgemeinen Längenwachstum des Organs und der deckenden Brücke voneinander entfernen und in verschiedener Weise differenzieren. Während die hintere Oeffnung meist ein einfaches Loch bleibt, bildet sich an der vorderen ein langer Einführungskanal heraus; über andere Bildungen giebt die vergleichende Anatomie Auskunft.

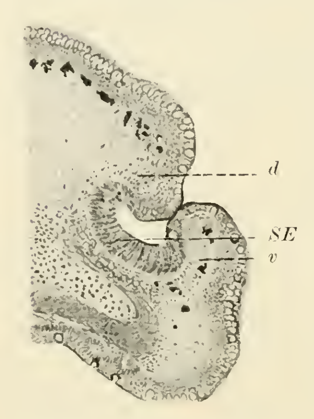


Fig. 18. Schnitt durch die Riechgrube einer Forelle von 19 mm Länge. *d* dorsale, *v* ventrale Falte, das Sinnesepithel *SE* in die Tiefe verlagernd.

Die Umbildung der Grube zum Kanal geht also nicht, wie Holm annahm, durch Durchbruch eines medial wachsenden Blindsackes vor sich, sondern, wie His abbildet, durch Ueberwachsen mittels zweier Falten. Diese haben anfangs Aehnlichkeit mit den gleichen Gebilden der Selachier und sind demnach mit den gleichen Namen innerer Nasenfortsatz und Oberkiefer- (His) resp. äußerer Nasenfortsatz (Keibel) bezeichnet worden. Mit letzterem Autor wäre die durch die Verwachsung dieser Processus gebildete Brücke als primitiver Gaumen zu bezeichnen; die dem Munde zu liegende vordere Oeffnung würde der Choane, die hintere der Apertura externa der Amnioten gleichzustellen sein. Doch muß man im Auge behalten, daß die erstere die Einströmungsöffnung darstellt, daß also die Richtung des durchfließenden Wassers die umgekehrte ist, wie die des Luftstromes, welcher durch die Nase der anderen Wirbeltiere streicht.

Innerhalb des Riechorgans gehen erst sehr spät Veränderungen vor sich; das gleichmäßig dicke Sinnesepithel kleidet die kugelförmige Einsenkung glatt aus, sein innerer Kontur zeigt als erste Andeutung einer Faltung unregelmäßige Erhebungen, doch verändert sich die Gestalt des Organs noch bedeutend, ehe eine wahre Faltenbildung stattfindet.

Erst nach Schluß des primitiven Gaumens flacht sich der Kopf des Fischchens ab, und zugleich wird der dorso-ventrale Durchmesser des Geruchssackes niedriger. Der Grund desselben überholt die Substanzbrücke beim Wachstum und bildet einen kleinen apicalen und tieferen caudalen Blindsack.

In diesem caudalen Teil beginnt die Einfaltung des Sinnesepithels — noch Forellen von 15 mm Länge zeigen fast ganz glatte Wände. Zuerst entsteht durch Einsenken der seitlichen Teile des Epithels eine von vorn nach hinten streichende Falte, die anfangs nur den Bereich der Riechzellen in Mitleidenschaft zieht. Erst später wuchert Bindegewebe in sie hinein, und zu beiden Seiten der Hauptfalte bilden sich sekundäre Erhebungen (s. Fig. 19). Nun differenziert

sich das Epithel auf der Höhe der Einragungen und gestaltet sich zu niedrigen Zellen, allein in der Tiefe der Furche behält es den Charakter des Sinnesepithels. Die Falten werden langsam höher und zahlreicher, die durch sie getrennten Gruben enger; letztere nehmen eventuell die knospenförmige Gestalt an, welcher BLAUE eine so weittragende Bedeutung zugesprochen hat.

Ein großer Bereich des Riechsackes wird von dem eingestülpten indifferenten Epithel ausgekleidet; während die Riechzellen vorn den ganzen Boden ausfüllen, beschränken sie sich im caudalen Teil auf einen mittleren Streifen (s. Fig. 19). Besonders wächst das Plattenepithel ventralwärts und bildet einen tiefen Blindsack, der das Geruchsorgan nach hinten zu überragt. An einem 5 cm langen Barsch konnte ich zwar von einem caudalen Blindsack nichts entdecken, doch auch hier bestand der ganze hintere Abschnitt der Nasenhöhle aus indifferentem Epithel.

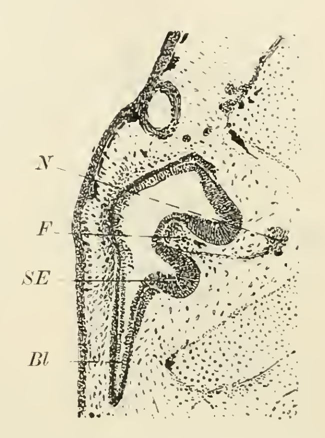


Fig. 19. Schnitt durch das Riechorgan eines jungen Salmoniden. Vergr. 60:1. *F* Falten der Riechschleimhaut, mit Sinnesepithel (*SE*) in den Buchten. *Bl* ventraler Blindsack. *N* Nerv.

Eine mediane Ausbuchtung des Riechsackes, die als JAKOBSON'sches Organ zu deuten wäre, wurde also bei Fischen nicht beobachtet. Alle Untersucher haben vergebens danach geforscht. Daß WINTHER 2 zwischen den Nasengruben liegende Schleimkanäle als solche Organe gedeutet hat, hat schon SAGEMEHL erkannt, und WINTHER's scharfe, zierliche Figuren lassen seinen Irrtum — der hier hoffentlich zum letzten Mal berichtigt wird — deutlich erkennen.

3. Ganoiden.

Die Ganoiden schließen sich in der Bildung ihres Riechorgans eng an die Knochenfische an. Auch bei ihnen spaltet sich das Ektoderm frühzeitig in eine Deck- und in eine Sinnesschicht.

a) Knorpelganoiden.

Die Angaben v. KUPFFER's über das Auftreten einer sogenannten „medianen Riechplatte“ bei Acipenser können nach obigen Auseinandersetzungen übergangen werden (s. S. 13).

SALENSKY findet als erste Andeutung des Riechorgans beim Sterlet mit hohem Epithel ausgekleidete Gruben zu beiden Seiten der Vorderfläche des Gehirns und glaubt an ihrer Bildung beide Lagen des Ektoderms beteiligt. Doch kann man wohl mit Recht annehmen, daß die Entstehung der Geruchsgrübchen in der bei allen Wirbeltieren mit gespaltener Epidermis übereinstimmend gefundenen Weise statthat: daß die Verdickung sich allein auf Kosten der Sinnesschicht herausbildet und daß die Decklage atrophiert.

In dieser einfachen Form besteht das Organ bis zum Ausschlüpfen des Fischchens. Die spätere Entwickelung, die Bildung der seitlichen

Nasenfalten, scheint, nach BALFOUR's in seinem Lehrbuch gegebenen Figuren zu schließen, von den bei den Teleostiern beschriebenen Verhältnissen nicht abzuweichen.

b) Knochenganoiden.

Bei Lepidosteus zeichnen BALFOUR und PARKER die Anlage des Riechorgans als eine bedeutende Verdickung der Sinnesschicht (s. Fig. 20); die über dieselbe unbeteiligt hinwegziehende Deckschicht, welche durch einen kleinen Hohlraum (Kunstprodukt?) von dem Riechepithel getrennt und an dieser Stelle merklich verdünnt ist, geht daselbst, wie die Autoren auch vermuten, zu Grunde. Die Umformung der Grube zu einem Kanal vollzieht sich, wie ich mich für Lepidosteus und Amia überzeugen konnte, in derselben Weise wie bei den Knochenfischen.

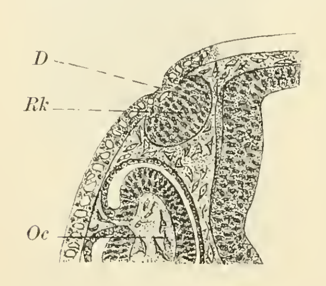
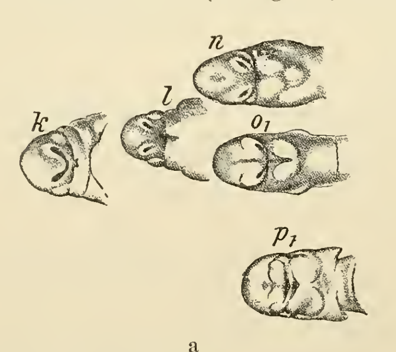


Fig. 20. Schnitt durch die Riechknospe eines Lepidosteus-Embryo vom 11. Tage. Nach PARKER und BALFOUR. *D* Deckschicht. *Rk* Riechknospe. *Oc* Auge.

4. Dipnoer.

Von Lepidosiren erwähnt KERR nur, daß die Nasensäcke durch sekundäre Aushöhlung solider Anlagen entstehen, ein Befund, der mit dem Auftreten der ebenfalls solid angelegten Ohrblase und den sehr engen Medullarfalten des Embryo in Einklang steht und an die Teleostier erinnert.

Genaueres teilt SEMON über die äußere Entwickelung der Nase des Ceratodus mit (s. Fig. 21). Die Riechgruben entstehen seitwärts von der Mundbucht; von ihnen ziehen Furchen oral, welche konvergierend (Fig. k) die Geruchsgrübchen in der Mittellinie durch



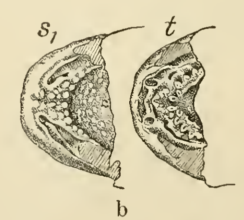


Fig. 21 a und b. Ventralansichten von Köpfen von Ceratodus-Embryonen. s_1, und t nach Wegnahme des Unterkiefers. Nach SEMON (1893).

eine Rinne verbinden. Doch gleicht sich (l) diese Furche bald aus, und die Geruchsgruben sind wieder voneinander getrennt. Sie laufen, von wulstartigen Rändern begrenzt, in eine medianwärts nach der Mundbucht ziehende Rinne aus (o_1). Während zwischen den Nasenanlagen die „Munddachplatten", welche die Vomer- und Palatinzähne tragen sollen, hervorwachsen und die durchgebrochene Mundbucht durch einen hervortretenden Saum seitlich abgegrenzt wird, stellen sich die Nasenfurchen, die innen vor diesem Saum liegen, erst parallel

und werden dann in eine nach den Mundwinkeln auslaufende Richtung abgelenkt. Ihre Ränder rollen sich in der Mitte der Rinne ein (s_1) und verwachsen miteinander (t), so daß jetzt eine äußere und innere Nasenöffnung durch eine in der Gegend des oberen Mundrandes gelegene Brücke geschieden sind. Ein JAKOBSON'sches Organ hat SEMON nicht gefunden.

Der Entwickelungsvorgang ähnelt also dem bei den Knochenfischen erwähnten mit der Ausnahme, daß bei Ceratodus beide Nasenöffnungen auf der Ventralseite des Kopfes liegen und die innere in den Bereich des Mundes fällt. Dies ist ja notwendig, da hier zum ersten Mal in der Tierreihe die Nase (nach SEMON wahrscheinlich) zur Respiration in Beziehung tritt.

Ueber die innere Entwickelung des Riechorgans sowie die Bedeutung der die Nasengruben anfangs verbindenden Rinne kann erst eine mikroskopische Untersuchung Aufschluß geben.

5. Amphibien.

Ueber die Entwickelung der Nasenhöhle der Amphibien existiert eine verhältnismäßig reiche Litteratur; BORN, BURCKHARDT (1891), SEYDEL (1895), BAWDEN, BRAUER, SARASIN haben ziemlich eingehende Berichte über einzelne Formen gegeben. Doch beschrieben sie nicht den ganzen Entwickelungsgang, sondern beschränkten sich meist auf Untersuchung älterer Embryonen. Nur GOETTE hat in seinem großen Werk über die Unke fast alle Stadien berücksichtigt, und in jüngster Zeit veröffentlichte HINSBERG Mitteilungen, welche die vollständige Bildung des Geruchsorgans bei den Hauptformen der Lurche umfassen.

Alle 3 Amphibienfamilien — Urodelen, Gymnophionen und Anuren — besitzen bekanntlich eine aus 2 Lagen zusammengesetzte Epidermis; daher entsteht das Riechgrübchen, wie bei den Knochenfischen, allein durch Wucherung der inneren, der Sinnesschicht, über welcher die Deckschicht atrophiert.

Gemeinsam ist ferner, daß das Geruchsorgan, wie vielleicht schon bei den Dipnoern, in den Dienst der Atmung tritt und so Beziehungen zum Mund erhält: die hinteren Nasenöffnungen, die Choanen, liegen also innerhalb der Mundhöhle, und zwischen diesen und den Aperturae externae spannt sich ein wahrer, einen Teil des Munddaches bildender Gaumen aus. Doch ist die Entstehungsgeschichte dieser Choanen ganz abweichend von der bei Dipnoern oder Amnioten sich findenden (s. S. 34), verschieden selbst bei den einzelnen Amphibienklassen, so daß eine getrennte Besprechung der 3 Ordnungen berechtigt erscheint.

Mit diesem eigentümlichen Bildungsprozeß hängt auch zusammen, daß von Nasenfortsätzen, wie sie schon bei den Fischen erwähnt wurden und bei den Amnioten wiederkehren werden, entgegen früheren Angaben nichts in Erscheinung tritt.

Ich beginne, meist im Anschluß an HINSBERG's Ausführungen, mit der Beschreibung der einfacheren Verhältnisse bei den Urodelen, an welche sich die komplizierteren der Anuren gut anschließen; erst zum Schluß berücksichtige ich die zu den Schwanzlurchen gehörigen Cäcilien, da sie gerade in ihrer Nasenbildung bemerkenswerte Abweichungen darbieten.

a) Urodelen.

Innerhalb der Klasse der geschwänzten Amphibien geht, wenn wir von den Gymnophionen absehen, die Entwickelung des Geruchsorgans in ziemlich gleichmäßiger Weise vor sich; soweit wir in dieser Hinsicht über die Perennibranchiaten unterrichtet sind — von Derotremen fehlt uns jede Kenntnis —, unterscheiden sie sich nicht von Triton, auf den ich mich daher fast ausschließlich beschränken darf.

Die erste Anlage des Riechorgans erscheint bei Triton taeniatus (von 2,4 mm Länge) und Amblystoma noch vor Kenntlichwerden einer Linsenverdickung als Wucherung der Sinnesschicht des Ektoderms; die Deckschicht läuft auch hier unverändert über diese Anlage hin. Dieselbe liegt ziemlich weit hinter der Kopfspitze, ventral und etwas seitlich gerichtet, und bildet eine zufolge der geringen Bindegewebsentwickelung im Vorderkopf der Urodelen zwischen Gehirn und Augenblase eingezwängte knopfförmige Verdickung (s. Fig. 22).





Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Tritonlarve von 2,6 mm Länge. Nach Hinsberg (1901). *Au* Auge. *d* Deckschicht. *pl* Geruchsplatte. *S* Sinnesschicht.

Fig. 23. Larve von Triton taeniatus. Vergr. 25 : 1. Nach Hinsberg (1901). Kopf von vorn. *Gr* Geruchsgrübchen.

Sehr deutlich ist zu beobachten, daß die Decklage über den Sinneszellen atrophiert — in Fig. 22 ist die beginnende Atrophie über der Riechplatte bereits bemerkbar — so daß letztere frei an der Oberfläche sichtbar werden (Hinsberg), und damit wird eine Grübchenbildung eingeleitet. Das Organ bildet in diesem Stadium bereits einen beträchtlichen Zellkomplex. Zugleich wandert es weiter ventral, die Vertiefung sieht also gerade nach unten. Eine Rinne, welche dieselbe mit der Mundbucht verbindet und an die Verhältnisse bei den Amnioten erinnerte, ist nicht zu entdecken (s. Fig. 23), die Choane bildet sich auf einem völlig anderen Wege.

Während nämlich der Vorderdarm rasch nach der Kopfspitze zu wächst, wuchert ihm das hintere solide Ende der Geruchsplatte frei durch das Mesoderm, welches unterdes eine beträchtliche Vermehrung erfahren hat, entgegen, bis sich die beiden Gebilde treffen und miteinander verwachsen (s. Fig. 24). Diese Begegnung wird durch die schon mehrfach erwähnte Verschiebung des Gehirns nach hinten, welche das anfangs runde Kopfende zuspitzt, erleichtert: ursprünglich dorsale, dem Centralorgan angelagerte Teile der Sinnes-

knospe werden dadurch nach hinten gezogen, gewissermaßen umgeklappt. wodurch das Grübchen, das sich in frühen Stadien an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel der Geruchsanlage fand, viel weiter apical in derselben zu liegen kommt. Diese Grube vertieft sich einmal dadurch, daß mit der Verschiebung indifferentes Epithel, die Ventralseite des Riechsackes bildend, einbezogen wird, dann im hinteren Abschnitt durch Dehiscenz der Zellen; letztere schreitet von vorn nach hinten zu fort, bis das blindsackförmige Lumen hinter der noch nicht gerissenen Rachenmembran in den Vorderdarm durchbricht, wodurch der Blindsack zu einem Kanal umgestaltet wird. Die s o g e b i l d e t e C h o a n e l i e g t a b e r i m B e r e i c h d e s E n t o d e r m s, a l s o v i e l w e i t e r n a c h h i n t e n a l s b e i F i s c h e n u n d A m n i o t e n, u n d e n t s t e h t n i c h t d u r c h U e b e r w ö l b u n g e i n e r R i n n e, s o n d e r n d u r c h D u r c h b r u c h e i n e s B l i n d s a c k e s.

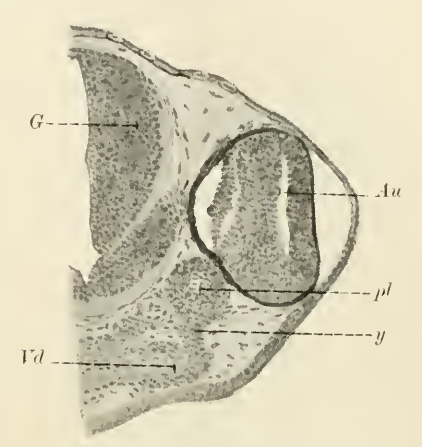


Fig. 24. Horizontalschnitt durch das hintere Ende der Geruchsplatte (*pl*), welche bei *y* mit dem Vorderdarm (*Vd*) zusammenhängt, von einer Tritonlarve von 7 mm Länge. Vergr. 80 : 1. Nach HINSBERG (1901). *Au* Auge. *G* Gehirn.

Die Wände des Kanals tragen vielschichtiges Riechepithel mit Ausnahme der ventralen, welche aus indifferenten Zellen besteht; eine Grenze zwischen dem durch Einstülpung und durch Dehiscenz entstandenen Teil des Hohlraums ist nicht zu ziehen, doch ist trotz dieser Gleichförmigkeit die doppelte Entstehungsweise außer Frage, so daß im hinteren Abschnitt auch Sinnesepithel den Charakter des indifferenten angenommen hat; bei Anuren werden wir auf klarere Verhältnisse stoßen. Im Bereich der einschichtigen ventralen Wand liegt die Choane.

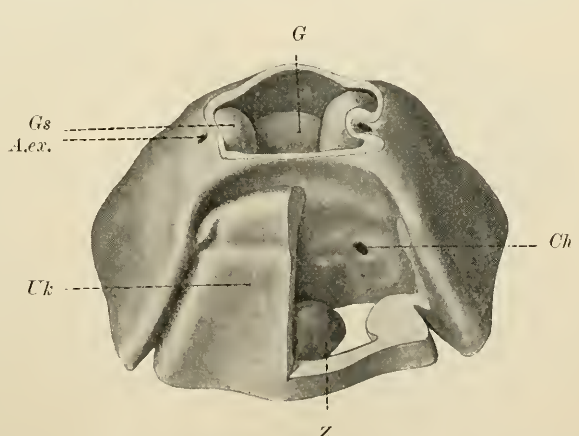


Fig. 25. Modell des Kopfes einer Tritonlarve von 8,5 mm Länge. Vergr. 50 : 1. Nach HINSBERG (1901). Ventralansicht. *A.ex.* Apert. externa. *Ch* Choane. *Gs* Geruchssack. *G* Gehirn. *Uk* Unterkiefer. *Z* Zunge.

Während der Choanenbildung haben sich beträchtliche W a c h s t u m s v e r s c h i e b u n g e n abgespielt. Der Kopf spitzt sich weiter zu und verlängert sich. Damit ist auch der Riechsack in die Länge gewachsen; während seine caudalen Teile vorerst noch in der Gegend der Augenblase und des vorderen Gehirnpols liegen bleiben, rücken die vorderen Partien ganz

an die Kopfspitze vor; es findet gewissermaßen ein Vorschieben der ventralen Teile statt, wodurch die erst apical gelegenen Massen nach hinten und dorsal verlagert werden, ein Vorgang, der auch hier damit endet, daß schließlich das ganze Riechorgan apical vom Gehirn liegt. So gelangen die äußeren Nasenöffnungen an die Kopfspitze und müssen, da sie an der schmalen Ventralseite nicht Platz finden, sich seitlich lagern (s. Fig. 25).

Durch diese Seitwärtsverlagerung der Aperturae externae wird eine Drehung des Riechorgans um die Längsachse nötig; während das orale Ende durch die Verwachsung mit dem Vorderdarm gewissermaßen festgehalten wird, dreht sich der vordere Abschnitt so, daß die rein ventral gelegene, indifferentes Epithel tragende Wand immer mehr nach der Seite rückt. Verfolgt man diesen Streifen also von hinten nach vorn, so findet man ihn erst noch rein ventral, dann wendet er sich aber ventrolateral, um endlich rein seitlich zu liegen (BURCKHARDT, HINSBERG; s. Fig. 26).

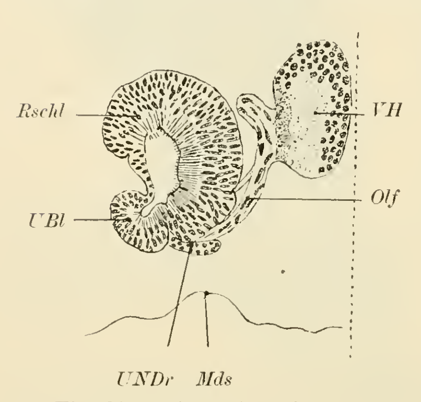


Fig. 26. Triton alpestris, 18 mm, Larve, Geruchssack. Querschnitt. Vergröß. 60 : 1. Nach BURCKHARDT (1891). *Mds* Mundschleimhaut. *Olf* Olfactorius. *Rschl* Riechschleimhaut. *UBl* unterer Blindsack. *UNDr* untere Nasendrüse. *VH* Vorderhirn.

Dies ist wichtig zur Beurteilung des (einzigen) Blindsackes, der das Riechorgan von Triton kompliziert. Dieser untere Blindsack, HINSBERG (JAKOBSON'sches Organ, BURCKHARDT, SEYDEL) nimmt seinen Ausgang vom Sinnesepithel des medialen unteren Winkels, hart an der Grenze des einschichtigen Streifens. Sehr bald indes wird der ein feines Lumen enthaltende Blindsack mit der Achsendrehung des ganzen Organs auf die Seite verlagert (s. Fig. 26), erst in seinem vorderen Abschnitt, dann auch in den caudalen Partien. Er wächst nach hinten und endet kuppelförmig an der Choane, erscheint so als laterale Ausstülpung des Riechsackes, ist aber genetisch als mediale anzusehen.

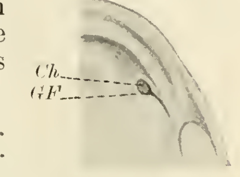
Erst gegen Ende der Metamorphose verliert er seine hintere scharfe Abgrenzung und geht in eine seichte Rinne an der seitlichen Nasenwand über.

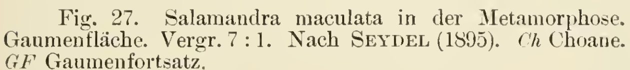
Das Lumen der Nasenhöhle wird im Laufe der Entwickelung bedeutend weiter; sein Querschnitt bleibt im vorderen Teil rundlich, weiter hinten gewinnt er eine querovale Form. Spitzenwärts vom unteren Blindsack mündet der Thränennasengang lateral in die Nasenhöhle ein und bildet in späten Stadien eine seitliche Rinne auch im vorderen Abschnitt des Riechorgans.

An der Apertura externa entsteht durch Einbeziehung von Epidermis ein Einführungsgang, der sich von der Seite her in den Geruchssack öffnet. Auch im Bereich der Choane gehen Veränderungen vor sich. Die Oeffnung selbst wird weiter und seitlich von einer nach hinten verstreichenden „Gaumenfalte“ überwölbt;

die durch sie hervorgerufene G a u m e n r i n n e setzt sich nach vorn in die seitliche Nasenrinne und den unteren Blindsack fort (s. Fig. 27).

Das vordere Ende des unteren Blindsackes läßt nach medial eine „u n t e r e N a s e n d r ü s e" aussprossen (s. Fig. 26), die sich an der medialen Seite des Organs ausbreitet. Andere kleine, BOWMAN'sche Drüsen wachsen später von verschiedenen Stellen der Mucosa aus, eine größere vordere Nasendrüse mündet in der Gegend des Thränenganges.



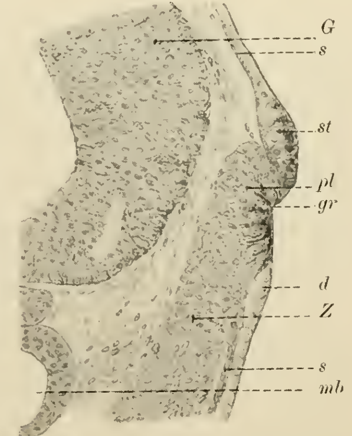

Fig. 27. Salamandra maculata in der Metamorphose. Gaumenfläche. Vergr. 7 : 1. Nach SEYDEL (1895). *Ch* Choane. *GF* Gaumenfortsatz.

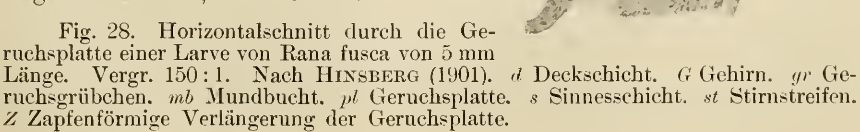
Somit hat das Organ die Gestalt der Nase des erwachsenen Tieres angenommen; weitere Veränderungen betreffen nur Größenverhältnisse; endlich bildet sich noch caudal von der Choane eine Kuppel des Riechsackes aus, an welche die Aeste des Nervus olfactorius herantreten.

Daß das Riechepithel bei verschiedenen Formen sich in knospenähnliche Abteilungen gliedert, ist schon oben (s. S. 5) erwähnt worden. Hier mag noch darauf hingewiesen werden, daß sich das Sinnesepithel s t e l l e n w e i s e z u r e s p i r a t o r i s c h e m u m g e s t a l t e t, so daß der anfangs einheitliche Sinnesbezirk sich in verschiedene unzusammenhängende Teile spalten kann. So hängt das Riechepithel des unteren Blindsackes bei Salamandra mac. im Stadium der Metamorphose noch mit dem der Haupthöhle zusammen, während es sich beim erwachsenen auf das äußerste Ende der breiten Nasenrinne zurückgezogen hat und auch die mediale Wand des Geruchsorgans nur noch am vordersten Ende bekleidet (SEYDEL).

b) A n u r e n.

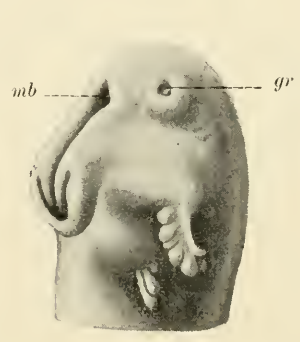
Froschlarven von 2,3—3 mm Länge lassen vor Anlage der Linse am Vorderende des Kopfes genau nach der Seite gerichtet 2 nicht miteinander zusammenhängende W u c h e r u n g e n d e r i n n e r e n Z e l l s c h i c h t erkennen: die beiden Riechplatten. Noch bevor diese eine beträchtliche Dicke erreicht haben, bildet sich in ihrem Bereiche eine flache D e l l e. In derselben scheint die einschichtige Decklage, welche anfangs gut von der Sinnesschicht abzugrenzen war, mit ihrer Unterlage zu verschmelzen, was GOETTE und CORNING zu der irrigen Annahme verleitete, daß das Geruchsorgan der Frösche aus der gesamten Epidermis seinen Ursprung nähme. Doch zeigt ein genaueres Studium stets eine Grenze zwischen beiden Lagen und lehrt, daß die D e c k s c h i c h t




Fig. 28. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Larve von Rana fusca von 5 mm Länge. Vergr. 150 : 1. Nach HINSBERG (1901). *d* Deckschicht. *G* Gehirn. *gr* Geruchsgrübchen. *mb* Mundbucht. *pl* Geruchsplatte. *s* Sinnesschicht. *st* Stirnstreifen. *Z* Zapfenförmige Verlängerung der Geruchsplatte.

auch hier atrophiert (Hinsberg), während ihr Pigment sich allein erhält und in die nun frei liegende Geruchsplatte aufgenommen wird. Deutlich beweisen dies spätere Stadien, bei welchen die Hüllschicht dicht am Rande der Sinnesgrube aufhört (s. Fig. 28). Es unterscheidet sich also das Geruchsorgan in keiner Weise von den homologen Bildungen der Linse oder des Ohres, die ebenfalls nur aus der Sinnesschicht entspringen.

Die Anlage des Geruchsorgans verläßt auch mit Tieferwerden des Grübchens ihre seitliche Stellung nicht: eine zum Mund führende Rinne, wie sie Goette bei der Unke abbildet, ist bestimmt nicht vorhanden (Fig. 29), in Einklang mit dem Befunde bei Triton. Auch sei gleich erwähnt, daß die Riechgruben mit dem quer über den



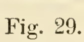


Fig. 29.

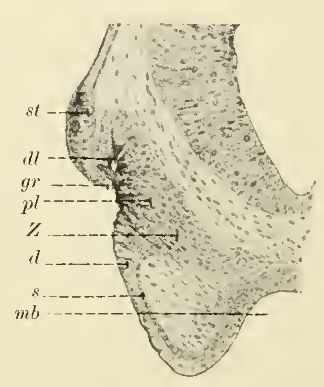


Fig. 30.

Fig. 29. Kopf einer Larve von Rana fusca von fast 6 mm Länge. Vergr. 25 : 1. Nach Hinsberg (1901). Bezeichnung wie Fig. 28.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch die Geruchsplatte einer Froschlarve von 6 mm Länge. Vergr. 80 : 1. Nach Hinsberg (1901). *dl* dorsales Lumen. Uebrige Bezeichnungen wie Fig. 28.

Vorderkopf ziehenden „Stirnstreifen“, zu dem allein die Deckschicht das Material liefert, und den Kupffer fälschlich als unpaare Riechplacode auffaßt, in keiner Beziehung stehen; sie liegen ventral von diesem Gebilde, dessen Bedeutung einstweilen noch unbekannt ist (s. Peter 1901).

Das Epithel der Geruchsgrube verdickt sich und strebt ebenfalls dem Vorderdarm zu. Da die Anlage aber bei den Fröschen rein seitlich gerichtet ist, so kann eine einfache Wucherung wie bei den Urodelen nie das Entodermrohr erreichen; daher erstreckt sich das Wachstum besonders auf den ventralen Teil, der sich nach ventral und caudal zapfenartig verlängernd sich dem Darm nähert (s. Fig. 30) und mit ihm verschmilzt. Die Zellen dieses soliden Zapfens werden bald durch Dehiscenz in zwei Lager geschieden: eine dünne laterale und eine vielschichtige mediale Wand fassen ein anfangs ganz schmales und aus nicht miteinander zusammenhängenden Spalten bestehendes „ventrales Lumen“ zwischen sich; dieses wird einheitlich und weiter und bricht nach dem Durchreißen der Rachenmembran hinter deren Resten in den Vorderdarm durch, so daß auch hier ein Nasenkanal entstanden ist, dessen hintere Oeffnung, die Choane, im Bereich des Entoderms liegt (s. Fig. 31).

Wie bei Urodelen trägt die seitliche Wand dieses Rohres niedriges indifferentes Epithel, das aber aus der gemeinsamen Sinnesplatte hervorgegangen ist.

Der ganze Hohlraum des embryonalen Riechorgans begreift drei Portionen in sich. Ein feines „dorsales Lumen“ entsteht bereits vor dem ventralen (s. Fig. 30) ebenfalls durch Dehiscenz am oberen, dorsalen Pol der Geruchsplatte; dann grenzt sich dieser Teil bald vom übrigen Sinnesorgan ab und bildet einen halbkugeligen Knoten, dessen Zellen, stark pigmentiert, sich radiär um die feine Oeffnung gruppieren. Anfangs stellt es den mächtigsten Abschnitt der ganzen Anlage dar, bleibt aber im Wachstum zurück, wird von dem ventralen Teil des Geruchssackes, der sich medial und auch dorsal ausdehnt, überwuchert und an die Seite gedrängt („lateraler Appendix“, HINSBERG, s. Fig. 32 und 34), und bildet sich während der Metamorphose völlig zurück. Ein Homologon dieses Gebildes, welches BAWDEN zuerst entdeckte, fehlt den Urodelen, und daher auch jeder Anhalt für eine Erklärung seines Auftretens.

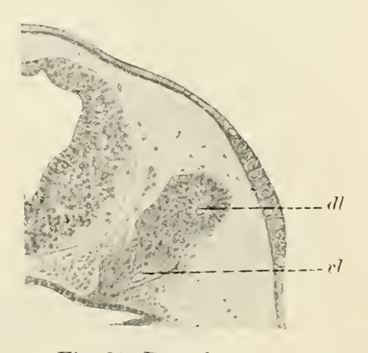


Fig. 31. Rana fusca von 9 mm Länge. Horizontalschnitt. Nach HINSBERG (1901). Vergr. 80 : 1. *dl* dorsales, *vl* ventrales Lumen.

Ein drittes „mittleres Lumen“ endlich bildet sich durch Einstülpung des äußeren Epithels; durch die Zunahme des Bindegewebes wird die Haut ausgedehnt, und da die Geruchsplatte nicht in demselben Maße wächst, so wird sie passiv in die Tiefe verlagert. Es entsteht eine Art Einführungskanal, in welchen die beiden engen Gänge, das dorsale und ventrale Lumen, einmünden. Sein Epithel gleicht vollkommen dem der lateralen Wand des ventralen Lumens, obwohl dessen Herkunft ja eine ganz andere ist. Die Grenze zwischen diesen beiden Abteilungen wird durch einen spornartigen Vorsprung markiert. Das ventrale Lumen gewinnt bald dieselbe Weite wie der Einführungskanal.

Hervorzuheben ist also, daß auch hier die Bildung der Choane durch Durchbruch des Sinnesepithels in den Vorderdarm erfolgt, die hintere Nasenöffnung also entodermal liegt, und daß nur ein kleiner Teil des Lumens durch Einstülpung, der größte durch deutlich nachweisbare Dehiscenz entsteht. GOETTE führt bei der Unke die Bildung des Hohlraums allein auf Ueberwölbung einer von den Riechgruben zur Mundbucht führenden Rinne zurück, eine Angabe, die für Rana wie für Bombinator nicht bestätigt werden konnte. Dagegen erkannte er richtig, daß die Choane durch Durchbruch entsteht.

Dieser einfache Sinneskanal, welcher die äußeren Nasenöffnungen mit dem Vorderdarm verbindet, erleidet bald in allen seinen Teilen unter allgemeiner Zunahme der Lumenweite Komplikationen. Auch seine Lage und Form verändern sich.

Wie bei allen Wirbeltieren rückt die Nase mit dem Zurücktreten des Gehirns allmählich vor dasselbe; dabei wird sie von dessen Spitze durch eine Knorpelplatte abgeschlossen, und mit dem Breiterwerden des ganzen Kopfes gewinnen die anfangs seitlich schauenden Narinen eine dorsale Lage.

Die Verschiebungen der einzelnen Teile des Geruchssackes, die hauptsächlich durch das Flachwerden des Kopfes bedingt werden, können erst nach Beschreibung der Veränderungen, die sich an den verschiedenen Partien abspielen, verständlich dargestellt werden.

Eine Reihe von Blindsackbildungen macht die Anurennase komplizierter, als die der Schwanzlurche ist. Sie nehmen ihren Ausgang teils von der Sinnesepithel tragenden medialen Wand, teils von der mit indifferenten Zellen ausgekleideten lateralen Seite. Die Grenze zwischen beiden Epithelarten bleibt bestehen und ist in den Figuren 32 und 33 durch gestrichelte Linien angegeben.

Bei einer Larve von Rana fusca von 11 mm Länge treibt das Sinnesepithel an der ventralen Seite nach der Kopfspitze zu einen dicken, anfangs soliden Epithelzapfen, der bald ein spaltförmiges Lumen erhält, das von in vielen Lagen geschichteten Riechzellen umgeben ist (BORN's unterer Blindsack, JAKOBSON'sches Organ GOETTE, SEYDEL). Diese Ausstülpung nimmt schnell an Umfang zu und stellt einen senkrecht zur Längsachse des Geruchssackes gelagerten Auswuchs dar, welcher eine Zeit lang den am weitesten spitzenwärts vorragenden Teil des ganzen Organs bildet; zweifellos ist ihm der an gleicher Stelle aussprossende untere Blindsack der Urodelen zu homologisieren (s. Fig. 32). An seiner medialen Seite stülpt sich eine Drüse heraus, die bald die Größe des Blindsackes selbst erreicht (Fig. 32), dann aber, nach vorn wandernd, den medialen Pol desselben umgreift und im Wachstum zurückbleibt (s. Fig. 33).

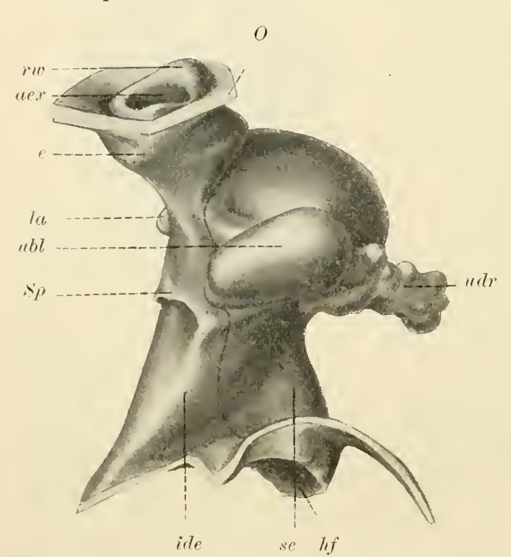


Fig. 32. Rana fusca von 31 mm Länge. Modell des rechten Geruchssackes von der Kopfspitze gesehen. Nach HINSBERG (1901). *aex* Apert. externa. *e* Einführungsgang. *hf* Choanenfalte. *ide* indifferentes, *se* Sinnesepithel. *la* lateraler Appendix. *O* Oberhaut. *rw* Ringwulst. *sp* Sporn. *ubl* unterer Blindsack. *udr* untere Drüse.

Erst viel später, im Beginn der Metamorphose, tritt an der seitlichen Wand des Riechorgans in ihrer caudalen Hälfte eine Falte, indifferentes Epithel ausstülpend, auf, welche anfangs unabhängig von dem viel früher sich anlegenden unteren Blindsack ist, später aber sich mit dessen lateralem Ausläufer vereinigt (s. Fig. 33), so daß ein scheinbar einheitliches Organ entsteht, das nur durch seine verschiedene Epithelbekleidung den doppelten Ursprung erkennen läßt. Diese Wucherung stellt sich dann als eine von medial nach lateral ziehende, weit ausladende Ausbuchtung dar (seitliche Nasenrinne SEYDEL, Kieferhöhle BORN) und ist nach den Choanen zu nicht abgegrenzt, sondern setzt sich auf den Gaumen als seitlich von

den hinteren Nasenöffnungen auslaufende „Gaumenrinne“ fort, welche nach der Mundhöhle zu von den „Gaumenfalten“ bedeckt wird.

Diese mit den bei Triton beschriebenen Befunden völlig übereinstimmenden Verhältnisse lassen erkennen, daß die seitliche Nasenrinne dem gleichnamigen Gebilde der Urodelen an die Seite zu stellen ist. Sie ist ein von dem unteren Blindsack völlig verschiedenes Gebilde; bei den Fröschen verbindet sie sich erst sekundär mit dieser Ausstülpung und ist leicht von derselben abzugrenzen, während bei den Urodelen durch Seitwärtswachsen des medialen Blindsackes beide Anlagen so verschmelzen, daß sie (mit Ausnahme vielleicht von Siren, welche nach SEYDEL einen medial schauenden, Sinnesepithel tragenden Blindsack besitzt) sich wie eine einheitliche Bildung verhalten und auch stets als solche betrachtet wurden.

Endlich entwickelt sich spitzenwärts von dieser Nasenrinne, durch eine tiefe Einsenkung, welche eine Knorpelspange birgt, getrennt, am hinteren Ende des Einführungsganges ein hakenförmiger Blindsack, ebenfalls vom indifferenten Epithel der seitlichen Wand entspringend (mittlerer oder seitlicher Blindsack BORN; s. Fig. 33). In diesen mündet der Thränennasengang ein, und somit ist er mit der Rinne am Vorderende der Nase der Schwanzlurche, welche demselben Gang ihren Ursprung verdankt, zu homologisieren. Ueber BORN's „oberen Blindsack“, der einen Teil der Nasenhöhle selbst bildet, geben die Wachstumsveränderungen des Organs Auskunft (s. unten S. 30).

Fig. 33. Rana fusca in Metamorphose; rechter Geruchssack. Nach HINSBERG (1901). Ansicht von der Kopfspitze. *Mhep* Mundhöhlenepithel. *Obl* oberer Blindsack. *Sbl* seitlicher Blindsack. *Sn* seitliche Nasenrinne. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 32.

Bedeutende Umgestaltungen erfährt das Geruchsorgan an Einführungsgang und Choanen.

Der „Einführungsgang“ BORN's verlängert sich durch Einbeziehung von äußerer Haut beim Nachvornwachsen der Narinen bedeutend (s. Fig. 32). An seiner Oeffnung bildet sich ein ringförmiger „ventilartiger“ Wulst, der nur Bindegewebe, aber keine Muskeln birgt. Bereits bei Beginn der Metamorphose verkleinert sich der „Vorhof“ mit der allgemeinen Verkürzung des Riechsackes, und der Wulst atrophiert völlig (Fig. 33).

Ebenso gehen an den Choanen Veränderungen vor sich, welche teilweise auch nur vorübergehender Natur sind. Der anfangs längsgestellte Spalt wandelt sich in eine querovale Oeffnung um, welche

weiter wird und sich mit einem sie verengenden, bereits während der Verwandlung schwindenden Wulst umgiebt. Dagegen bleibt eine in dieser Zeit sich anlegende an der lateralen Wand der Nasenöffnung am Munddache entstehende, weit nach hinten reichende Leiste, die schon erwähnte Gaumenleiste, bestehen; sie schließt die über ihr liegende Gaumenrinne ab.

Die Gestaltsveränderungen des Riechsackes sind, wie erwähnt, ein Produkt des Flacherwerdens des Kopfes. Daß durch ein stärkeres Wachstum der ventralen Teile der dorsale Appendix an die laterale Seite gedrängt wird und daselbst schwindet, ist bereits erwähnt worden (s. Fig. 34). Dadurch rückt auch das mittlere Lumen, der spätere Einführungsgang, an die laterale Seite; das Geruchsorgan stellt einen senkrecht zur Gaumenebene, vertikal stehenden Kanal dar, in dessen oberes Ende von der Seite her der Einführungsgang einmündet.

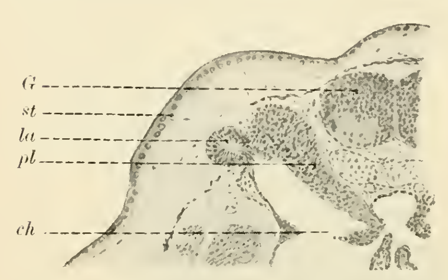


Fig. 34. Rana fusca von 11 mm Länge. Horizontalschnitt. Vergr. 80 : 1. Nach Hinsberg (1901). *la* lateraler Appendix. *ch* Choane. Sonst wie Fig. 28.

Sehr bald machen sich aber die Einflüsse der Kopfform geltend; das ganze Organ wird dorsoventral zusammengedrückt und so eingeknickt, daß sein caudaler Teil sich parallel zur Richtung des Gaumens einstellt, während der vordere seine senkrechte Lage behält. Dieser Vorgang ist bereits bei Stadien von 11 mm Länge bemerkbar, und zur Zeit der Metamorphose bildet der Geruchssack schon fast einen rechten, nach der Kopfspitze zu offenen Winkel. Dagegen findet eine Drehung um die Längsachse wie bei den Urodelen nicht statt, da die Aperturae externae von Anfang an an der Seite des Vorderkopfs liegen (vergl. Fig. 32 mit 33).

Diese Zusammendrückung äußert sich auch darin, daß der Einführungsgang in den Bereich des Sinnesepithels herabgezwängt wird, so daß das Vorderende des Riechschlauchs nach innen vom Vorhof blindsackförmig vorgedrängt wird und den unteren Blindsack überragt; Born nannte dies abgeknickte Stück des Hauptlumens oberen Blindsack; es ist aber keine Ausstülpung der Nasenhöhle, sondern der vorderste Teil dieser selbst. Besonders kräftig wird auch der caudale Abschnitt des Organs zusammengedrückt; seine Höhe verringert sich beträchtlich mit einer stetig wachsenden Breitenausdehnung infolge stärkerer Ausbildung der seitlichen Nasenrinne.

Drei große Drüsenpakete münden in die Nasenhöhle ein (s. Fig. 33): sehr früh legt sich am medialen Winkel des unteren Blindsackes die schon genannte untere Nasendrüse (Jakobson'sche Drüse autor.) an. Zu Beginn der Umwandlung folgen 2 weitere Ausstülpungen: an der lateralen Seite, unmittelbar hinter der Einmündung des seitlichen Blindsackes die obere Nasendrüse (Born), und an der hinteren Wand der Choanen die in den Rachen mündende Rachendrüse (Born). Erst nach der Metamorphose entstehen die diffus durch die Schleimhaut verteilten Bowman'schen Drüschen.

Die Angaben, welche Goette von Bombinator und Born von

Pelobates machen, stimmen mit den von Rana fusca gegebenen so genau überein, daß für diese Formen der gleiche Entwickelungsmodus angenommen werden kann.

c) Gymnophionen.

Die fußlosen Schleichenlurche weichen in der Entwickelung ihres Riechorgans nicht unbedeutend von dem geschilderten Typus ab und zeigen viele, biologisch noch unerklärbare Eigenheiten, zumal in der Choanenbildung. Die Entwickelung der äußeren Form des Geruchsorgans hat Brauer für Hypogeophis beschrieben, die Sarasin stellten genaue Untersuchungen über spätere Bildungsvorgänge an Ichthyophis an; Hinsberg vervollständigte unsere Kenntnisse durch mikroskopische Durcharbeitung jüngerer Stadien.

Die Riechplatte entsteht bei Hypogeophis zu beiden Seiten des Vorderkopfes als Verdickung der Sinnesschicht der Epidermis, über welcher die unbeteiligte Deckschicht bald schwindet, wie bei den übrigen Amphibienfamilien. Im Gegensatz zu diesen senkt sich aber die Anlage sehr bald zu einer Delle ein. Das Grübchen vertieft sich, besonders nach dorsal, während es am entgegengesetzten Pol, nach dem Munde zu, flach ausläuft; eine Lumenbildung durch Dehiscenz tritt nicht in Erscheinung (s. Fig. 35).

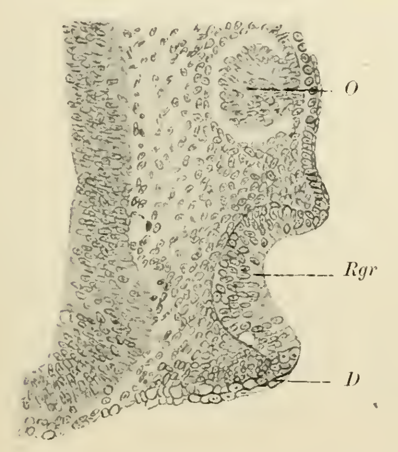


Fig. 35.

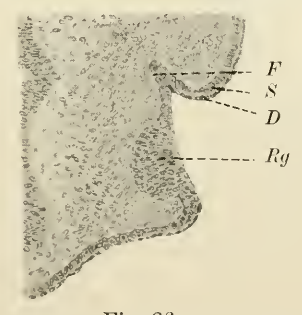


Fig. 36.

Fig. 35. Schnitt durch das Riechgrübchen eines Hypogeophis-Embryos vom Std. 23. (Brauer). Vergr. 80:1. Nach Hinsberg (1902). *Rgr* Riechgrübchen. *D* Deckschicht. *O* Auge.

Fig. 36. Schnitt durch das Riechgrübchen eines Hypogeophis-Embryos vom Std. 35. (Brauer). Vergr. 80:1. Nach Hinsberg (1902). *D* Deck-, *S* Sinnesschicht. *Rg* Riechgrübchen. *F* Epithelfalte.

Die Bildung der hinteren Nasenöffnungen leitet sich durch einen ganz eigentümlichen Prozeß ein: am nuchalen Rande der Riechgrube (der Kopfspitze abgelegen) falten sich die benachbarten, indifferentes Epithel tragenden Epidermispartien nach innen ein (s. Fig. 36), so daß eine lamellenförmige Wand entsteht, welche beide Schichten des Ektoderms birgt. Diese Wucherung oder Faltung (welcher Vorgang hier in Thätigkeit tritt, ist schwer zu entscheiden) greift über den Bereich der Riechgrube ventral hinaus; sie reicht von deren Mitte über die Knickung des Kopfes bis auf den Gaumen herüber. Auch äußerlich findet man im Bereich der Falte eine

Marke in Gestalt einer nicht tief einschneidenden Furche, die an einem Grübchen der Gaumenfläche ihr Ende findet (s. Fig. 37 a). So scheint es, als ob die Riechgruben in direkter Kommunikation mit der Mundbucht stünden (Brauer's Nasenrachenrinne), doch verbindet dieser Epithelstreif die Riechsäcke, die zwar oral flach auslaufen, deren Sinnesepithel aber dort scharf begrenzt aufhört, erst sekundär mit dem Gaumen. Dies wird noch deutlicher, wenn die äußere Oeffnung der Geruchsgruben sich stark verengt.

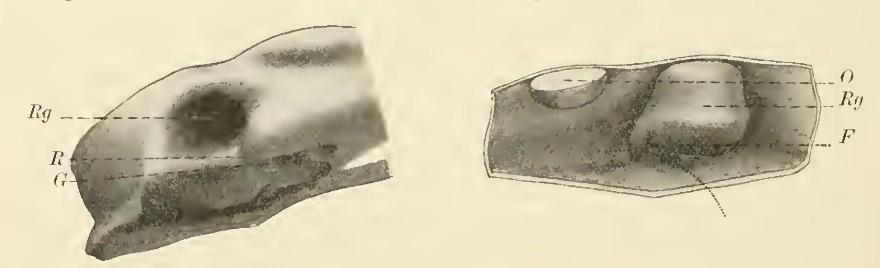


Fig. 37a. Fig. 37b.

Fig. 37. Modell der Gegend des Riechsackes eines Hypogeophis-Embryos, vom Std. 35. (Brauer). Nach Hinsberg (1902). a von außen, b von innen. *Rg* Riechgrube, an deren dorsale Seite sich die Epithelfalte *F* anschließt, welche in der Richtung des Pfeiles durchbrochen wird und außen als Rinne (*R*) erscheint, die auf dem Gaumen in ein Grübchen (*G*) ausläuft. *O* Auge.

Von dieser Epithellamelle bleibt nun allein ihr innerer freier Rand erhalten, der an Geruchsorgan und Gaumen haftet, während die Verbindung mit der Epidermis schwindet, in Fig. 37 b ist dann in der Richtung des Pfeiles ein Durchgang vorhanden; ebenso gleicht sich die äußere Rinne aus. In diesem Stadium verbindet also ein vorerst noch solider Strang das dorsale nuchale Ende des Riechsackes mit der Gaumenfläche; bald erhält er aber ein Lumen, so daß sekundär hintere Nasenöffnungen gebildet werden. Die Lage derselben ist sicher ektodermal im Bereiche der Mundbucht; die Bildung der Epithelfalte erfolgt zwar erst nach Durchbruch der Rachenmembran, aber in der Gegend der Hypophysenbildung.

Es ist dies ein ganz eigenartiger Bildungsvorgang der Choanen: die Kommunikation zwischen Geruchsgrube und Mundhöhle wird durch einen von der Epidermis abgespaltenen Epithelstrang hergestellt; gleich abweichend ist dies Verhalten von der Choanenbildung der übrigen Amphibien, bei welchen das Sinnesepithel selbst in den Vorderdarm durchbricht, wie von der der Amnioten, speciell Säuger, bei welchen die hinteren Nasenöffnungen stets im Bereich des Riechepithels gefunden werden, und der solide Epithelstreifen, welcher das hintere Ende des Geruchssackes mit der äußeren Haut verbindet, direkt unter dem Nasenblindsack und nicht seitlich von ihm liegt. Daher ist es auch schwer bei Hypogeophis von inneren und äußeren Stirnfortsätzen, die sich verbinden, zu reden, wie Brauer will; der Bezirk des inneren griffe über die Riechgrube hinaus und schlösse noch die Hälfte der eingestülpten Lamelle in sich.

Der so gebildete „Nasengaumengang" ist noch bei Larven ziemlich lang (s. Fig. 38), schwindet aber später, so daß dann die Choanen im Bereich des Sinnesepithels liegen.

Mit dem Spitzerwerden des Kopfes entsteht an der äußeren Nasenöffnung bei Ichthyophis ein „Einführungsgang", ebenfalls aus indifferentem Epithel bestehend; die Aperturae externae rücken auch hier allmählich an die Kopfspitze. Während sie aber von ventral auf die Dorsalseite wandern, gleicht sich diese Vorhöhle wieder aus.

So nimmt der Riechsack allmählich Amphibiencharakter an und ähnelt speciell dem der Schwanzlurche. Fast ringsum bedeckt das Lumen vielschichtiges Sinnesepithel; nur ein kleiner Streifen trägt niedrige, in 1—2 Lagen angeordnete Zellen; er befindet sich am caudalen Pol rein ventral und rückt weiter vorn mehr an die laterale Seite, wohl infolge ähnlicher Drehungen des ganzen Organs, wie sie für Triton beschrieben wurden.

Auch die weiteren Vorgänge sind im Prinzip schon bei Besprechung der Urodelen erwähnt. Am hinteren Pol des Riechsacks stülpt sich medial von dem Streifen indifferenten Epithels, also im Bereich der Sinneszellen, ein Blindsack aus (s. Fig. 38) (unterer Blindsack, Jakobson-sches Organ, Sarasin, Seydel, Burckhardt), welcher in weiter nach vorn gelegenen Schnitten ventral und ventrolateral zu liegen kommt, eine Lagerung, die er mit dem homologen Organ der Schwanzlurche teilt (Burckhardt). Während seine Kommunikation mit der Haupthöhle anfangs einen langen Spalt darstellt. trennt er sich von vorn her immer mehr von der Nase ab und mündet in dieselbe nur durch ein am hinteren Ende gelegenes Loch, das aber an der Stelle der Aussprossung, also an der medialen Wand der Choane, liegen bleibt. Zugleich richtet sich der frei gewordene Schenkel lateral, bis er quer zur Längsachse der Nasenhöhle liegt, und nimmt an seinem vorderen Ende die Thränenkanälchen auf (Sarasin). An seinem vorderen Pol entsteht noch vor dem Ausschlüpfen der Embryonen eine Drüse (untere Nasendrüse; Jakobson'sche Drüse, Sarasin), auch hier früher als alle anderen Drüsenbildungen, welche sich erst kurz ehe die Verwandlung der Larven vor sich geht, anlegen; große Packete finden sich späterhin nicht; doch wachsen besonders im Bereich des respiratorischen Epithels zahlreiche Schläuche aus.

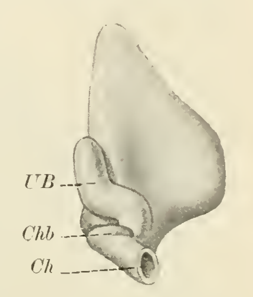


Fig. 38. Modell des rechten Geruchssackes einer Ichthyophislarve, ventral gesehen. Vergrößer. 25 : 1. Nach Sarasin (1890). *Ch* Choane. *Chb* Choanenschleimbeutel. *UB* unterer Blindsack.

Die Nasenhöhle weitet sich stark aus. Erst kurz vor Verlassen des Wassers entwickelt sich aus dem dünnen lateralen Streifen indifferenten Epithels ein Gang, welcher an Umfang gewinnt und durch eine tiefe ventrale Einbuchtung von dem Sinnesteil geschieden ist: das Homologon der lateralen Nasenrinne der Urodelen und Anuren.

Eine Bildung, die der Nase von Ichthyophis eigen ist, stellt der „Choanenschleimbeutel" (Sarasin) dar: eine mit respiratorischem Epithel ausgekleidete Ausstülpung der lateralen Wand, dem Eingang des unteren Blindsackes gegenüberliegend, welche nach vorn zu wächst und dann unter der lateralen Nasenrinne liegt.

Weitere Blindsäcke finden sich nicht. Die Nase von Ichthyophis gleicht also in ihrer späteren Entwickelung völlig der der Urodelen: nur liegen die Verhältnisse auch hier insofern klarer, als seitliche

Nasenrinne und unterer Blindsack getrennt bleiben. Ein Unterschied besteht in dem Besitze des Choanenschleimbeutels und dem hinteren Abschluß des Riechsackes: die seitliche Rinne setzt sich nicht in eine Gaumenrinne fort.

Eine Besprechung der Versuche, einzelne Teile der Amphibiennase mit denen des Riechorgans anderer Wirbeltiere zu homologisieren, kann erst am Schluß des Kapitels vorgenommen werden.

Amniota.

Die 3 großen Klassen der Amnioten zeigen in der Entwickelung ihrer Riechorgane manche Uebereinstimmung, und zwar sind auch in dieser Hinsicht die Sauropsiden miteinander näher verwandt als mit den Mammaliern.

Ort, Zeit und Beschaffenheit der ersten Anlage ist schon oben berührt worden. Gemeinsam ist den Amnioten mit den Amphibien die Umbildung des Riechgrübchens zur Röhre, deren äußere Oeffnung (apertura externa, Narine) vor der Mundhöhle, deren innere (Choane) in derselben liegt, und zwar hier im Bereich der ektodermalen Mundbucht. Doch ist diese Choanenbildung völlig verschieden von der bei den Lurchen beschriebenen und zeigt auch in den 3 Familien Verschiedenheiten. Der zwischen diesen beiden Oeffnungen gelegene „Gaumen“ muß jetzt den Namen „primitiver Gaumen“ annehmen, da er durch einen in Rudimenten bereits in der Gaumenleiste der Amphibien kenntlichen „sekundären Gaumen“, (horizontal gestellte Platten, welche an den Seiten des Munddachs entstehen und sich entgegenwachsen,) nach hinten mehr oder weniger vervollständigt wird. Da sich in ersterem die Praemaxillaria entwickeln, wird er auch prämaxillarer Gaumen genannt, zum Unterschied von dem vom Oberkiefer auswachsenden sekundären oder maxillaren. Durch diesen letzteren Gaumen wird der obere Teil der primitiven Mundhöhle zum Geruchsorgan geschlagen, so daß durch diesen Zuwachs des Nasenrachenganges (Ductus naso-pharyngeus) die primäre Nasenhöhle zur sekundären wird, ferner werden durch ihn die „primitiven Choanen“ verdeckt, und die Nase öffnet sich in die Mundhöhle über dem hinteren Rand des maxillaren Gaumens durch „sekundäre Choanen“.

Bei allen Klassen der Amnioten bildet sich in früher Zeit ein typisches Relief des Gesichts aus, hervorgebracht durch Wülste, welche durch Furchen getrennt sind. Von der Stirn biegt sich der Stirnfortsatz herab; die Thränennasenrinne trennt ihn vom Oberkieferfortsatz, der sich vom 1. Kiemenbogen her jenem entgegenschiebt. Die Nasenrinne scheidet wieder den oberen Kopffortsatz in 2 Teile, die man als äußeren und inneren Stirnfortsatz (oder Nasenfortsatz) bezeichnet. Ueber die Ausdehnung derselben herrscht keine Einigkeit. Bald bezeichnet man nur die aufgewulsteten Ränder als Nasenfortsätze (MIHALCOVICS), bald dehnt man ihren Bezirk bis zum Boden der Riechgrube aus.

Da sich die Riechgrube anfangs allein durch aktives Wachstum einstülpt und das Sinnesepithel bis an den Rand derselben heranreicht, findet sich kein Wall, nur ein Graben (cf. Fig. 39a), daher kann man von eigentlichen Fortsätzen des Gesichts noch nicht reden. Erst später erheben sich durch Wucherung der Umgebung des Riechgrübchens zu

beiden Seiten, vom Riechepithel oft scharf geschieden, fortsatzartige Bildungen, welche den Sinnesbezirk passiv in die Tiefe verlagern (Fig. 39b). Beifolgende Figuren zeigen klar den Unterschied. Ich glaube keine allzugroße Verwirrung anzurichten, wenn ich für diese das Sinnesepithel umgebenden, mit Oberhautzellen bekleideten Wülste den Namen der inneren und äußeren Nasenfortsätze reserviere und den ganzen von der Stirn herabhängenden Lappen Processus frontalis nenne, dessen durch die Riechfurche früh geschiedene Teile den Namen innerer und äußerer Stirnfortsatz behalten können. Somit stellen die Nasenfortsätze später abgespaltene Teile der Stirnfortsätze vor, die nur mit der Nasenbildung zu thun haben. Diese neue Begriffsbestimmung rechtfertigt sich durch die Selbständigkeit, welche die Nasenfortsätze besitzen, z. B. bei der Bildung der primitiven Choanen, und gestattet einen Vergleich mit den bei Fischen beschriebenen Fortsatzbildungen.

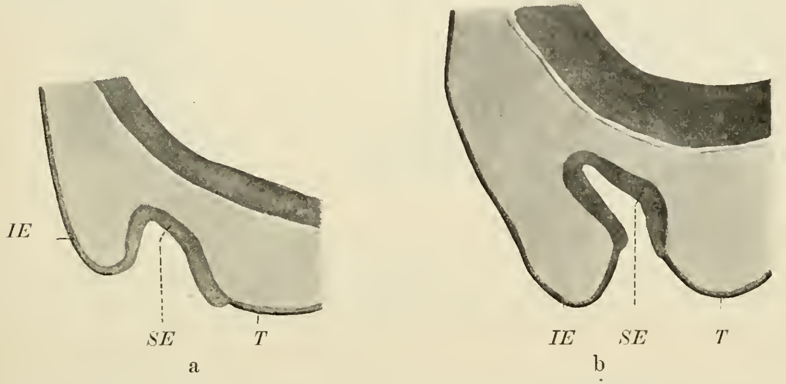


Fig. 39a und b. Schnitt durch das Geruchsorgan von Hühnerembryonen von 4,1 und 6,0 mm Kopflänge. *SE* Sinnesepithel. *IE* indifferentes Epithel. *T* Teloderm.

Weiter ist allen Amnioten eigentümlich das Verkleben von epithelialen Gängen, die erst spät, kurz vor der Geburt resp. dem Auskriechen wieder wegsam werden. Dies betrifft die äußeren Nasenöffnungen, deren Verschluß auf verschiedene Weise zu stande kommt, bei Reptilien die Mündung des JAKOBSON'schen Organs, bei Säugern den STENSON'schen Kanal und den unteren Nasengang. Diese auffallende Erscheinung findet sich auch anderweitig, z. B. in der Mundhöhle; vielleicht hat sie den Zweck, in späteren Stadien, bei welchen die Blutgefäße allein die Ernährung des Embryos übernommen haben, das sich entwickelnde Sinnesepithel den schädlichen Einflüssen der umgebenden Flüssigkeit zu entziehen.

6. Reptilien.

a) Saurier.

Die Entwickelung der Nasenhöhle der Eidechse hat BORN genau beschrieben, allerdings die ersten Stadien nicht berücksichtigt.

Schon ein Embryo von Lacerta agilis mit 10 Urwirbeln läßt erkennen, daß die an der Kopfspitze zwischen dem noch weit offenen Neuroporus und den primären Augenblasen gelegenen Zellen der Epidermis eine cylindrische Gestalt annehmen und die Riechplatte

bilden. Obgleich dieser Bezirk sich erst später deutlich abgrenzt — schärfer nach dorsal, weniger scharf nach ventral —, kann man doch leicht feststellen, daß er mit den Lippen der vorderen Gehirnöffnung keineswegs zusammenhängt (s. Fig. 40 und Fig. 1). Diese Anlage verdickt sich und gewinnt durch Anhäufung der Kerne an der Mesodermseite das gewöhnliche Aussehen einer Sinnesplatte.

Bald treibt das Riechepithel durch eine lokalisierte Zellvermehrung in der Mitte der Verdickung eine Grube (Fig. 41), die dem Gehirn angelagert bleibt und sich besonders dorsal und nach der Kopfspitze zu vertieft, so daß allmählich ein apicaler Blindsack entsteht. Lange ist die ganze Einbuchtung allein von Riechepithel bekleidet, das sich übrigens nicht sehr deutlich gegen die Zellen der Epidermis abgrenzt.

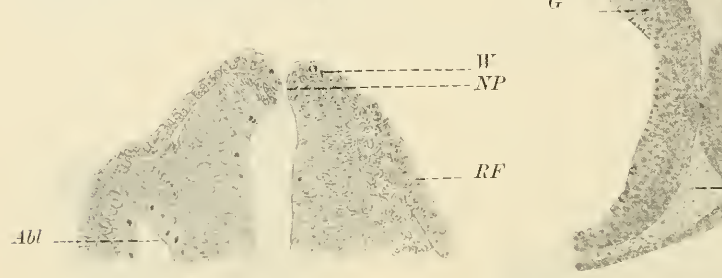


Fig. 40. Fig. 41.

Fig. 40. Schnitt durch Neuroporus (*NP*) und Riechfeld (*RF*) eines Eidechsenembryos von 16 Urwirbeln. *Abl* Augenblase. *W* Wulst an den Neuroporuslippen.

Fig. 41. Schnitt durch die Riechgrube eines Eidechsenembryos mit 35 Urwirbeln. *a* dorsale, *b* ventrale Lippe. *G* Gehirn. *T* Tiefe der Riechgrube, dorsal gerichtet.

Im Stadium von etwa 47 Ursegmenten tritt als neue Bildung eine ebenfalls durch aktives Einsenken sich anlegende Rinne am ventralen (unteren) Ende der medialen Wand des Nasensackes innerhalb des Riechepithels auf. Diese Furche, welche anfangs nur nach hinten — der Mundbucht zu — vertieft und scharf begrenzt erscheint und spitzenwärts seicht ausläuft, ist die erste Andeutung des Jakobson'schen Organs (Fig. 42). Während der Wanderung des sich sackförmig vertiefenden Riechgrübchens auf die Ventralseite des Kopfes grenzt sich die ebenfalls weiter eingesenkte Jakobson'sche Rinne auch apical ab und schließt sich zu einem blind endenden Gang, dessen Oeffnung am Vorderende des Rohres gelegen, sich immer mehr verschmälert.



Fig. 42. Schnitt durch das Riechorgan eines Eidechsenembryos von 63 Urwirbeln. *JO* Jakobson'sches Organ. *R* Retina. Uebrige Bezeichnungen wie bei Fig. 43.

Der Hauptteil des Riechorgans bildet einen tiefen Sack, dessen Grund lateral gerichtet ist, und dessen noch breiter Eingang in der Längsrichtung des Kopfes zieht. Bald buchten sich die diese Rinne seitlich begrenzenden Lippen vor und verlagern die Grenze zwischen Sinneszellen und indifferentem Epithel nach innen — die „Nasenfortsätze“ treten auf.



Fig. 43. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Eidechsenembryos. Vergr. 40:1. Nach BORN (1879). *Ch* Choane. *J* JAKOBSONsches Organ. *M* Muschel. *N* Nasenhöhle. *O* Oberkieferfortsatz. *sr* Rinne am unteren Muschelrand.

Bevor andere wichtige Veränderungen eintreten, prägen sich mit der Wanderung der Nasenanlagen auf die Ventralseite, wo sie noch durch einen beträchtlichen Zwischenraum von einander getrennt erscheinen, und mit der Verlagerung vor das Gehirn die beschriebenen Charaktere schärfer aus. Der First des Riechsackes wächst immer mehr lateral, so daß die seitliche Wand konvex ins schmale Lumen vorspringt und die erste Andeutung einer Muschel bildet (s. Fig. 43); diese entsteht also nicht durch aktive Vorbuchtung der lateralen Wand, sondern durch Umwachsung, und gänzlich unbeeinflußt von Knorpel oder Drüsen, die erst weit später auftreten.

Der Bezirk der einbezogenen Haut wird ebenfalls bedeutender. Die „nüsternartig“ vorgewölbten Ränder bezeichnet man als inneren und äußeren Nasenfortsatz; letzterer ist durch eine seichte Furche (Thränennasenfurche) von dem seitlich und hinter ihm liegenden Oberkieferfortsatz abgetrennt, welcher bis an das hintere Ende der Nasenrinne heranreicht. Diese, jetzt ein langer, schmaler Spalt, welcher von der Vorderfläche des Gesichts bis auf den nicht scharf abgetrennten Gaumenteil des Kopfes reicht, wird in ihrem hinteren Teil vom Oberkieferfortsatz verdeckt. Während nun die Kante, welche Gesicht und Gaumenfläche trennt, sich zuschärft, nähern sich die beiden Nasenfortsätze einander und verwachsen in ihren mittleren Teilen (s. Fig. 44) — das verklebende Epithel stammt also aus eingestülpter äußerer Haut und trägt keine Sinneszellen —, so daß die Nasenrinne in 2 durch einen primären Gaumen getrennte Oeffnungen zerlegt wird, die spaltförmige enge äußere Nasenöffnung auf der Gesichtsfläche und die weitere, sich mit dem Vorwachsen des Vorderkopfes stetig ver-

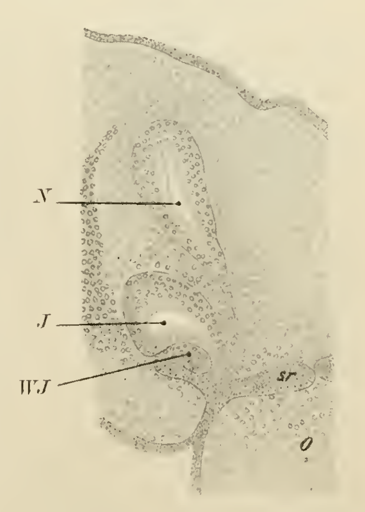


Fig. 44. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Eidechsenembryos. Vergr. 40:1. Nach BORN (1879). *WJ* Wulst am Boden des JAKOBSON'schen Organs. Uebrige Bezeichnungen wie in Fig. 43.

längernde Choane auf der Gaumenfläche. Der epithelialen Verschmelzung folgt bald durch Sprengung dieser Lamellen eine bindegewebige Vereinigung der beiden Nasenfortsätze; die Verwachsungsstelle ist äußerlich noch lange als seichte Rinne zu erkennen. Die Mündung des Jakobson'schen Organs kommt in den vordersten Teil der hinteren Nasenöffnungen zu liegen.

An allen Teilen des Riechorgans treten weiterhin bedeutende Umbildungen ein, die zwar teilweise zur gleichen Zeit erfolgen, im Interesse der Deutlichkeit aber getrennt besprochen werden sollen.

Das Relief der Gesichtsfortsätze gleicht sich allmählich aus, die beiden Organe nähern sich unter Verschmälerung des Septum.

Die Einbeziehung von äußerem Epithel hat besonders am vorderen Eingang Fortschritte gemacht; mit dem Zuspitzen des Kopfes hat sich der vordere Blindsack ausgeglichen, und an seiner Stelle ist ein aus indifferentem Epithel bestehender Einführungsgang, eine Vorhöhle, entstanden, welche sich schnell verlängert (s. Fig. 45). Ihr Zellbelag wuchert stark, so daß das spaltförmige Lumen völlig verlegt wird; erst am Ende des Eilebens wird dieser Teil wieder wegsam.

Komplizierter sind die Umbildungen in der Gegend der hinteren Nasenöffnungen. Durch intensives Wachstum der Verschmelzungsbrücke, des primitiven Gaumens, sind dieselben weiter nach hinten gerückt, zugleich sich selbst stark verlängernd. Der Oberkieferfortsatz ist weiter vorgewachsen, bis ans Vorderende der Choanen; er überdacht sie seitlich, so daß nur schmale Spalten sichtbar sind; eine Rinne trennt seine obere nasale Fläche von der Muscheleinragung an der lateralen Nasenwand. Rundliche Wülste zeigen äußerlich am Gaumen die Lage der Jakobson'schen Organe an, die sich bedeutend verbreitert haben.

Die Mündung dieser Nebenorgane hat sich scharf begrenzt; ihre obere Kante spitzt sich (s. Fig. 43) zu und verwächst jetzt mit dem gegenüberliegenden Oberkieferfortsatz — hier findet also eine Verschmelzung im Bereich des Sinnesepithels der medialen Wand des Nasensackes statt —, so daß das Organ völlig vom Nasenraum abgeschlossen wird (s. Fig. 44) und für sich im vordersten Teil der Choane in die Mundhöhle mündet.

Nun verwachsen die Gaumenfortsätze des Oberkiefers mit dem Nasenseptum von vorn nach hinten und verlegen die Choanen nach hinten; nur die Stelle, an welcher sich die Oeffnung des Jakobson'schen Organs befindet, wird ausgespart; dasselbe stellt also jetzt einen von der Nase getrennten, in die Mundhöhle mündenden Schlauch dar. Somit nimmt auch der Oberkiefer an der Gaumenbildung und an der Verlagerung der hinteren Nasenöffnungen teil; es tritt bei Reptilien ein sekundärer Gaumen auf.

Diese Verlegung des Choanenspaltes geht vorn, in der Gegend des Jakobson'schen Organs, in ganzer Höhe vor sich, d. h. der Gaumenfortsatz verschmilzt in voller Ausdehnung breit mit dem inneren Nasenfortsatz — der untere Teil dieser Verklebung löst sich später wieder zur Rinne auf —, hinter dieser Partie schließt sich nur der obere Teil, so daß der untere Rand der processus palatini frei in die Mundhöhle vorragt, ohne den gegenseitigen Partner zu treffen. Die so abgeschlossene „Gaumenrinne“ (Kieferhöhle Born) setzt sich in die eben genannte, durch Auseinanderweichen gebildete Furche und dann

noch etwas weiter nach vorn über die Mündung der JAKOBSON'schen Organe hinaus fort. Natürlich wird das pharyngeale Ende des Choanenspalts frei gelassen, so daß diese Oeffnungen am hinteren oberen Ende der Rinne lagern und man mit BORN eine „innere Choane" (am Eingang der Rinne in die Nasenhöhle) von einer „äußeren" (die Mündung der Furche auf der Gaumenfläche) scheiden kann. Erstere wird in ihrem seitlichen Teil noch durch einen Fortsatz der Muschel verschlossen.

Als Eigentümlichkeiten des Eidechsengaumens, welche den anderen Amnioten fehlen, sind demnach hervorzuheben: 1) die Ausdehnung der sekundären Gaumenleiste auch rostral von der primitiven Choane, indem sich die über ihr liegende Gaumenrinne weit vorschiebt, — bei Vögeln und Säugern findet sie sich nur nach hinten vom primitiven Gaumen (MIHALCOVICS) — und 2) die Verwachsung der oberen Kante der Processus palatini (primitive Gaumenleiste der Säuger) mit dem Septum, während der untere, innere Rand, der bei Mammaliern die Verwachsung einleitet, frei endet (MIHALCOVICS).

Die Vorgänge im Innern der Nasenhöhle betreffen die Muschelbildung und die Umgestaltung des JAKOBSON'schen Organs.

Die Muschel wird immer mehr ins Lumen hineingebuchtet (cf. Fig. 43), auch ihre Weiterbildung besteht in einem Abschnürungsprozeß. Das Riechepithel wächst um ihr hinteres Ende nach außen herum, so daß dies frei in die Nasenhöhle hineinragt; auch von oben und außen greift dasselbe um den Muschelwulst herum, so daß sich allmählich, von hinten nach vorn fortschreitend, die Anheftungsstelle des Wulstes verschmälert.

Die Auskleidung des JAKOBSON'schen Organs wuchert bedeutend und übertrifft bald an Höhe die des eigentlichen Geruchsorgans. Besonders ist dies auffällig in dem hinteren Blindsack, der ein rundliches Lumen einschließt. Apical von seiner Oeffnung aber, welche anfangs im lateralen Teil des Organs liegt, später durch den vordrängenden Gaumenfortsatz an die Innenseite verlegt wird und zeitweise obliteriert, wächst der innere Nasenfortsatz lateral und drängt die ventrale Seite nach innen. So erhält die äußere Seitenwand indifferentes Epithel, und dieser Teil buchtet sich besonders im vorderen Abschnitt vor und bildet einen pilzförmigen Wulst; der Querschnitt des Lumens ist also hier halbmondförmig (s. Fig. 44 und 45).

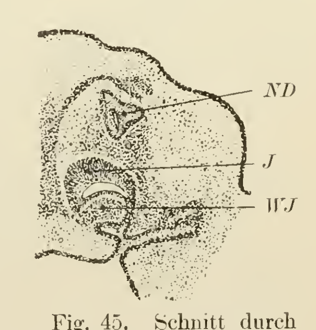


Fig. 45. Schnitt durch den vorderen Teil des Riechorgans eines Eidechsenembryos von 4,5 mm Kopflänge. Vergr. 40:1. *ND* Anlage der seitlichen Nasendrüse vom Vorhofsepithel ausgehend, *J* und *WJ* wie in Fig. 43 und 44.

Das anfangs sehr enge Lumen der Nasenhöhle erweitert sich erst spät, und der Epithelbelag wird dann verhältnismäßig dünner.

Nicht unbedeutend sind auch die Lageverschiebungen der einzelnen Teile. Das JAKOBSON'sche Organ wächst nicht in demselben Maße in die Länge, wie die Haupthöhle, so daß allmählich nur das Atrium und der vorderste Teil des Sinnesepithels über das Nebenorgan zu liegen kommt; der größte Teil der eigentlichen Nase ist weiter nach hinten gerückt (s. Fig. 45).

Noch ist das Knorpelskelett des Ethmoidalregion erst angelegt,

da zeigt sich schon am hinteren Ende der Vorhöhle — an dieser Stelle besteht noch ein spaltförmiges Lumen — hart an der Grenze des Sinnesepithels eine solide Epithelknospe an der lateralen Wand, welche nach außen und hinten wächst: die erste Anlage der seitlichen Nasendrüse (s. Fig. 45). Dieser Zapfen wuchert der Außenwand der Knorpelkapsel entlang und tritt in den Muschelwulst ein, sich dort in 2—3 Aeste teilend; erst später sprossen aus diesen Drüsenbälge aus, welche die ganze Einragung dicht anfüllen.

Die vergleichende Anatomie lehrt, daß einzelne Saurierfamilien besonders in der Ausbildung des Gaumens das Stadium von Lacerta nicht erreichen (Crassilinguier) oder überschreiten (Lygosoma); in Zusammenhang damit wird z. B. bei Sciurus und Gongylus die Mündung des Jakobson'schen Organs nicht nach innen gedrängt, und auch die Uebereinanderlagerung von Haupthöhle und Jakobson'schem Organ ist verschieden weit ausgebildet (Born). Doch fehlen hierüber entwickelungsgeschichtliche Daten.

b) Schlangen.

Die erste Entwickelung des Geruchsorgans der Ringelnatter — ich folge auch hier den Schilderungen Born's — unterscheidet sich kaum von der der Eidechse. Eine relativ große Delle, welche frühe an ihrer medialen Seite die Anlage des Jakobson'schen Organs erkennen läßt, senkt sich zur Tasche ein — den überhängenden seitlichen oberen Rand hat Rathke als Nasendach bezeichnet; bei der Kreuzotter soll er nicht so weit die Nasenrinne bedecken. Die nach hinten zu divergierenden Eingänge verengen sich, bald entstehen aufgewulstete Ränder, innere und äußere Nasenfortsätze; an letztere schließen sich hinten die Oberkieferfortsätze an.

In völlig gleicher Weise vereinigen sich die beiden Nasenfortsätze dicht vor der Mündung des stark vergrößerten Jakobson'schen Organs, so daß Narinen und primitive Choanen entstehen (Fig. 46). In den Aperturae externae verschmelzen bald die epithelialen Wandungen; dieser Bezirk ist hier aber nicht lang, da eine eigentliche Vorhöhle bei den Schlangen nicht ausgebildet wird. Später führt von außen eine Rinne in die Narine.

Die weitgehendsten Verschiedenheiten von den Sauriern zeigen die Umbildungsprozesse im Bereich der Choanen. Die Oberkieferfortsätze wachsen (Embryonen von 5 mm Kopflänge) nach vorn und schieben sich unter die seitlichen Nasenfortsätze, zugleich erscheinen an ihnen medial schauende Processus palatini, welche die primitiven Choanen dem Blicke entziehen und noch über deren Bereich nach hinten reichen. Das zwischen denselben gelegene Mittelfeld ist eingesunken, und an diesem prägt sich, während im Gesicht die Grenzen der Fortsätze undeutlicher werden, ein charakteristisches Relief aus: in der Mitte, welche früher eine Rinne aufwies, erhebt sich eine Leiste, welche sich nach der Lippe zu verbreitert, und neben dieser erscheinen beiderseits 2 rundliche Wülste, von denen die hinteren durch das über ihnen lagernde Jakobson'sche Organ herausgedrückt werden (Fig. 47 s^2). Zugleich (Köpfe von 5—5,5 mm Länge) beginnt der Choanenspalt von vorn nach hinten vorschreitend zu verkleben, und zwar hier fast in der ganzen Länge, nicht wie bei Lacerta nur im oberen Teil; eine Gaumenrinne wird also nur in rudimentärer Ge-

stalt angelegt. Dagegen wird in ganz gleicher Weise eine Oeffnung für das JAKOBSON'sche Organ ausgespart, dessen Abschnürungsprozeß von der Nasenhöhle — durch Verwachsen der oberen Kante seiner Mündung in die Riechgrube mit dem gegenüberliegenden oberen Ende des Oberkieferfortsatzes — in der für die Eidechse beschriebenen Weise erfolgt. Auch hinter dem JAKOBSON'schen Organ verschmelzen die Wandungen der Choanen in ihrer halben Höhe; der epithelialen Verklebung folgt wie stets eine bindegewebige Vereinigung. Die hinteren Nasenöffnungen bilden dann lange, schräg nach außen über den Gaumenfortsätzen aufsteigende Spalten (Köpfe über 6 mm Länge).

Doch auch dieser noch offene Teil der Nasenhöhlen erhält einen Boden: die inneren Ränder der Choanen erheben sich — von unten gesehen — stark und bilden seitliche Platten, mit denen die Gaumenfortsätze in ganzer Ausdehnung verschmelzen (s. Fig. 48). So entsteht

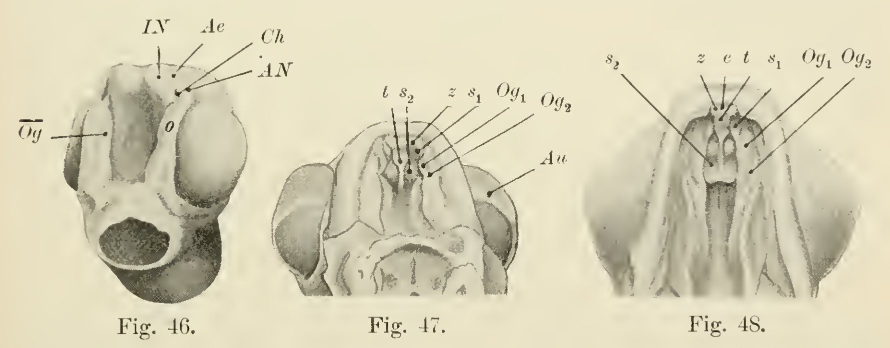


Fig. 46. Fig. 47. Fig. 48.

Fig. 46—48. Köpfe von Ringelnatterembryonen von unten, nach Entfernung des Unterkiefers, von 4, $5^1/_2$ und $6^1/_2$ mm Kopflänge. Nach BORN (1883). *Au* Auge. *Ae* Apert. ext. *AN* äußerer, *IN* innerer Nasenfortsatz. *Ch* Choane. *e* Eizahn. *O* Oberkieferfortsatz mit Gaumenleisten (*Og*); Og_1 deren innerer, Og_2 äußerer Teil. s_1, s_2 Teile des Innenrandes der Choane, *z* Wärzchen, *t* Mittelleiste.

ein „Nasenrachenraum", welcher durch Verlängerung des Septum paarig ist; nur am hintersten Ende bildet sich spät (Kopf von 8 cm Länge) ein kurzer unpaarer Abschnitt aus. Die Choanen werden auf diese Weise weit nach hinten verlagert und münden nicht mehr nach unten, sondern nach hinten. Die Gaumenbildung, die hier dem Gesagten zufolge viel weiter vorschreitet als bei Lacerta, kommt also durch Verbindung der Processus palatini mit septalen Bildungen, nicht durch direkte Vereinigung derselben zu stande. Hinter den Mündungen der JAKOBSON'schen Organe, die also nicht in einer tiefen Spalte liegen, bildet sich spät ein flacher Querwulst aus.

Im Innern der Nasenhöhle legt sich früh der Muschelwulst an, dessen Ansatzstelle sich verschmälert und dessen hinteres Ende frei ins Lumen, das erst vor dem Ausschlüpfen sich ausweitet, hineinragt — bereits bekannte Verhältnisse. Dagegen ist für die Schlangen charakteristisch, daß die Sinnesepithel tragende, vor der Muschel gelegene Partie sich kuppelartig nach vorn ausdehnt, also die Stelle der Vorhöhle der Eidechsen einnimmt.

Auch die Bildung des pilzförmigen Wulstes im JAKOBSON'schen Organ, an dessen hinteres Ende der zeitweise verklebende Ausfüh-

rungsgang gedrängt wird, erfolgt in gleicher Weise. Doch erreicht dieses merkwürdige Organ hier eine enorme Ausdehnung; sein Epithel läßt eigenartige Zellreihen ins Bindegewebe aussprossen, die Born für Drüsen ansah, die aber wohl nervösen Charakters sind; auch rückt dies Gebilde nicht vor die Nasenhöhle, sondern bleibt unter ihr, ziemlich weit nach hinten, liegen.

Mit dem Mangel einer Vorhöhle hängt auch zusammen, daß die seitliche Nasendrüse sich ganz vorn an der äußeren Oeffnung, auch hier an der Grenze des Sinnesepithels, anlegt.

c) Krokodile.

Bei Crocodilus madagascariensis spielt sich nach Voeltzkow die Bildung der Riechgruben in gleicher Weise ab wie bei den Sauriern; die erst flachen Dellen vertiefen sich, ihre Ränder drängen sich nüsternartig hervor, das Relief des Gesichts ist das früher beschriebene. Die Nasenrinne wird durch Verwachsung der Nasenfortsätze in einen Kanal mit 2 Oeffnungen umgewandelt, Narinen und primitive Choanen. Das zwischen den beiden Organen gelegene Septum verschmälert sich, indem die inneren Nasenfortsätze sich nähern und durch Schwinden der zwischen ihnen gelegenen eingesunkenen Partie in Berührung treten.

Die Narinen wandern in bekannter Weise von der Seite nach vorn und dann etwas nach hinten und verkleben zeitweise.

Der Oberkieferfortsatz schiebt sich zeitig vor, ohne allerdings einen Boden für die Nasenhöhle abzugeben.

Dem „primitiven Gaumen" schließt sich bei Krokodilen wie bei der Natter ein sekundärer an, der sich aber in ganz anderer, völlig eigentümlicher Weise bildet. Die Gaumenfortsätze des Oberkiefers stellen hier nämlich breite Platten dar, welche sich in der Mitte ihrer Länge berühren; dieser Verschluß schreitet von da nach vorn und hinten fort, pharyngeal bis in den Bereich der späteren Pterygoide reichend. Ebenda buchten sich gleichfalls Gaumenplatten vor, welche die langen Nasenrachengänge (Gaumenröhren, Rathke) herausbilden und die Choanen weit nach hinten verlagern. Sehr spät legen sich hinter diesen Processus palatini seitliche Verlängerungen an, welche durch Verwachsen ein weiches, muskelloses Gaumensegel formieren, das im Verein mit der Zungenklappe die Nasenhöhle völlig gegen die Mundhöhle abschließt. So wird ein Teil der primitiven Mundhöhle, der über den Gaumenfortsätzen lag, zur Nasenhöhle geschlagen.

Die Gaumenfortsätze verwachsen also direkt miteinander, nicht durch Zwischenschieben eines Septum. Die Scheidewand der Nasenrachengänge entsteht erst sekundär, indem die inneren Ränder der beiden die Gaumenröhre oben und unten bedeckenden Knochen, der ventralen Palatine und dorsalen Pterygoide, sich umkrempeln und einander entgegenwachsen.

Nicht minder eigentümlich ist das Innere der Nasenhöhle der Krokodile gebildet, doch existieren über deren Entwickelung nur kurze Angaben. Meek beschreibt die Bildung der Nebenräume der Nase. Nach ihm beginnt zuerst (Kopflänge von 7 mm) bei Crocodilus porosus die hintere große Aussackung sich auszustülpen, welche schon im Stadium von 27 mm Kopflänge bedeutende Aus-

dehnung erlangt hat. Bei letzterem Embryo finden sich vor diesem „Sinus“ noch andere accessorische Nebenhöhlen: eine hinter der Oeffnung des Thränennasenganges, im oberen Teil Sinnesepithel tragend und sich nach hinten in einen mit niedrigen Zellen bekleideten Gang fortsetzend, und weiter hinten, gleichfalls an der lateralen Seite, eine komplizierter gestaltete Höhle mit respiratorischem Epithel, die sich weit ausdehnt.

Ueber die Entwickelung der zweiten Muschel der Krokodile liegen leider keine Angaben vor; es wäre interessant, zu untersuchen, ob sie wie die obere Muschel der Vögel oder wie das Ethmoturbinale der Säuger entsteht, oder ob die ursprüngliche Muschel sich durch die sinuösen Bildungen teilt. Somit ist auch ihr morphologischer Wert nicht festzustellen.

Das Jakobson'sche Organ der Krokodile ist ein vielfach umstrittenes Objekt. Meist wurde sein Vorkommen geleugnet, und auch Voeltzkow erwähnt es nicht; dagegen erkenne ich es in seinen Abbildungen (s. Fig. 49) deutlich in typischer Lage und Form. Die weitere Umwandlung dieses Divertikels ist unbekannt; möglich wäre es, daß es völlig zu Grunde geht. Sluyter zeichnet es zwar in guter Ausbildung, doch soll in diesem Fall eine Verwechslung mit einem Eidechsenembryo vorgefallen sein (Röse). Ob Meek eine kleine, an typischer Stelle am Septum gelegene Aussackung mit Recht als Jakobson'sches Organ bezeichnet (Croc. von 7 mm Kopflänge), ist schwer zu entscheiden; gegen seine Deutung spricht die Auskleidung des Gebildes mit indifferentem Epithel, das sich aber aus Sinneszellen herausgebildet haben könnte. Im Stadium von $7^3/_4$ mm Kopflänge konnte Meek es nicht mehr nachweisen. Keinesfalls trägt das von Röse als Jakobson'sches Organ bezeichnete Divertikel seinen Namen mit Recht; es ist ein kleiner Blindsack am hinteren unteren Ende der Nasenhöhle, welcher die gemeinsame Anlage des in Rede stehenden Gebildes und des Nasenrachenganges sein soll, also an einer Stelle liegt, welche von Anfang an mit indifferentem Epithel ausgekleidet war; das Jakobson'sche Organ entsteht aber stets im Bereich des Sinnesepithels. Uebrigens erhält sich diese Rinne lange Zeit am Dach des Nasengaumenganges.



Fig. 49. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryos von Crocodilus porosus. Vergröß. 22 : 1. Nach Voeltzkow (1899). *JO* Jakobsohn'sches Organ.

Von Drüsen bemerkte Röse bei Embryonen von 12 mm Kopflänge am hinteren Abschnitt des Septum einen soliden Epithelzapfen, der erst später sein Lumen enthält und, nach hinten wachsend, über das knorpelige Dach der Nasenhöhle gelangt.

d) Schildkröten.

Seydel hat die Entwickelung der Nasenhöhle bei Chrysemys picta untersucht und fand sie, was Bildung der Grube, Vertiefung derselben durch Einbeziehung von indifferentem Epithel und Ueberwölbung durch Verwachsung der Nasenfortsätze betrifft, nicht ver-

schieden von der für Lacerta beschriebenen. Dieselbe Bildung des primären Gaumens findet nach Voeltzkow bei Chelone imbricata statt.

Dagegen fehlt die sonst früh sichtbare Anlage des Jakobson'schen Organs. Erst während der Choanenbildung zeigt sich an der medialen Wand eine unscheinbare Furche (s. Fig. 50), deren Sinnesepithel sich sodann durch eine undeutliche Falte von dem darüber gelegenen Teil abgrenzt. Dieser untere Bezirk von Riechzellen rückt über die ventrale Kante der Nasenhöhle auf die laterale Wand herüber, dort durch einen Streifen indifferenten Epithels vom darüber liegenden Sinnesepithel geschieden (s. Fig. 50b). Aus dieser Partie entwickelt sich bei Emyden ein kompliziert gestalteter, in verschiedene Abschnitte zerfallender Riechbezirk (s. Fig. 50c), welcher den Boden und einen Teil der Seitenwand der Nasenhöhle einnimmt.

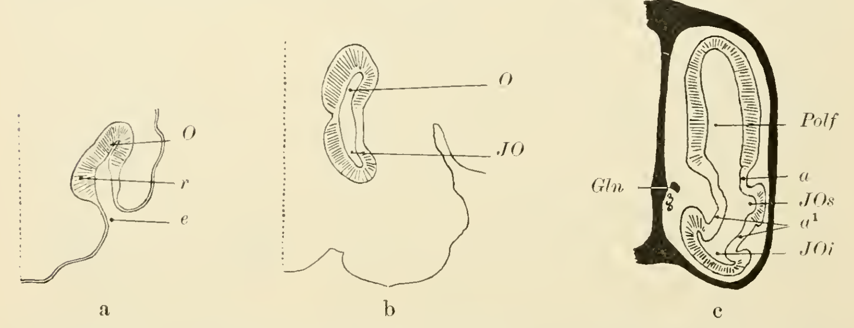


Fig. 50a—c. Schnitte durch das Riechorgan von Chrysemys picta von 5 mm Länge (a, Vergr. 40 : 1), 5 mm Schildanlage (b, Vergr. 30 : 1) und Emys lut. von 14 mm Schildlänge (c). Nach Seydel (1896). *a* seitliche, *a*[1] mediale Grenzfalte. *e* Einführungsgang. *Gln* Glandula nasalis. *JO* Jakobson'sches Organ (Seydel) mit oberer (*JOs*) und unterer (*JOi*) Portion, angelegt als Rinne (*r*). *O* Hauptnasenhöhle. *Polf* Pars olfactoria.

Seydel vergleicht ihn mit dem unteren Blindsack der Amphibien, der bei Urodelen ebenfalls seitlich gewandert ist, und nennt ihn wie diesen Jakobson'sches Organ. Doch ist die späte Anlage dieses Organs sowie seine weitere Umgestaltung so verschieden von dem Jakobson'schen Organ der Eidechsen und Schlangen, daß ich noch zögere, bevor Uebergangsstadien gefunden werden, diese Bezeichnung anzunehmen. Auch Mihalcovics ist mit Seydel's Deutung nicht einverstanden und will in einem Gang, der am Septum mündet und an seinem blinden Ende Drüsen aufnimmt, das fragliche Organ erblicken. Die Entwickelung desselben muß entscheiden, ob diese Erklärung berechtigt ist, und ferner ob Testudo in dem an der medialen Seite der Nasenhöhle gelegenen isolierten Sinnesbezirk ein Jakobson'sches Organ besitzt.

Sehr früh nimmt die Nasenhöhle bei Chrysemys die für die Schildkröten charakteristische starke Höhenausdehnung an, und mit der Bildung des eben genannten ventralen Riechabschnittes stehen die Anlagen der Seydel'schen seitlichen Grenzfalten in Beziehung.

7. Vögel.

Von den Vögeln ist allein das Hühnchen auf die Entwickelungsgeschichte des Riechorgans eingehend studiert worden, zusammenhängend in letzter Zeit von Kölliker und Born. Doch geben auch frühere Monographien der Hühnchenentwickelung (Baer, Tredern) Auskunft über das uns interessierende Kapitel. Gelegentliche Schnittbilder durch den Vorderkopf anderer Vogelembryonen (Strauß, Nassunow) lassen vermuten, daß in dieser Hinsicht keine großen Unterschiede zwischen den einzelnen Klassen obwalten; erst spätere Stadien zeigen in Muschelbildung sowie Drüsenanlagen Verschiedenheiten.

Die erste Anlage des Nasenfeldes tritt beim Hühnchen im Stadium von 23–24 Ursegmenten auf, nach Bebrütung von ca. 48 Stunden; ähnlich fand van Wijhe die erste Andeutung bei einem Entenembryo von 23 Urwirbeln, Abraham bei Melopsittacus undulatus mit 25—26 Urwirbeln. Wie schon erwähnt, bildet die Linsenanlage zu dieser Zeit bereits eine tiefe Grube, und ist diese einzig dastehende zeitliche Verschiebung auf die hohe Ausbildung und frühe Differenzierung des Auges zurückzuführen.

Das Riechfeld stellt einen anfangs undeutlich begrenzten Bezirk von erhöhten, cylindrischen Zellen dar und liegt vor den Augen seitlich am Vorderkopf.

Durch aktive Einsenkung des jetzt mehrreihigen Sinnesepithels bildet sich bald eine Grube. In kurzem grenzt sich deren Auskleidung scharf ab und ist stellenweise sogar durch einen wulstartigen Saum vom einschichtigen indifferenten Epithel geschieden (s. Fig. 39). Dies sowohl wie die bald eintretende Doppelschichtigkeit der Kopfbedeckung lassen leicht erkennen, wieweit die Einsenkung auf aktives Einwachsen der Sinnesschicht oder auf Aufwulstung der Ränder zurückzuführen ist; die obere glatte Zellschicht (Supraepithelialschicht, Kerbert, Teloderm, Mehnert) hört nämlich scharf am Rande der Riechgrube auf. Es ergiebt sich daraus, daß lange Zeit allein das Riechepithel die Auskleidung der Grube bildet (s. Fig. 39a), streckenweise sieht man es sogar über deren Rand hinausragen. Erst ein Embryo von 4,1 mm Kopflänge zeigt die erste Aufwulstung der Ränder, das erste Entstehen von Nasenfortsätzen in obigem Sinne, und dieser Prozeß schreitet weiter vor (s. Fig. 39b), wenn auch nicht gleichmäßig in der ganzen Umgebung des Eingangs.

So ist eine längliche, gerade nach unten sehende Tasche entstanden, deren Innenwand weiter ventral reicht als die äußere. Ihr Eingang reicht vom Gesicht auf die mit stumpfer Kante abgegrenzte Gaumenfläche hinüber; diese Kante wird allmählich schärfer und endet seitlich in den etwas angeschwollenen unteren Enden der inneren Nasenfortsätze, die den Processus globulares des menschlichen Embryos (s. unten S. 52) vergleichbar sind (s. Fig. 51).

Am 3.—4. Tage wächst der Oberkieferfortsatz nach vorn und beginnt mit seinem vorderen Ende die Nasenrinne von der Seite zuzudecken, so daß diese auf der Gaumenfläche winklig nach innen abgeknickt erscheint; seine hinteren Partien begrenzen diese untere Fläche seitlich und lassen schon Andeutungen von nach innen vorspringenden Gaumenleisten erkennen. Am 5.—6. Tage (die Veränderungen im Inneren der Nasenhöhle werden auch hier in Zu-

sammenhang besprochen werden) wachsen die 3 Gesichtsfortsätze stärker aus und verengen und vertiefen die Nasenspalte. Darauf tritt eine Verschmelzung ein zwischen innerem Nasenfortsatz einerseits und äußerem Nasen- und Oberkieferfortsatz anderseits, erst in der Tiefe, dann nach der ventralen Oberfläche und zugleich nach vorn und hinten fortschreitend (s. Fig. 52). Auch hier ist die Verwachsung erst nur eine epitheliale, dann bindegewebige, und so trennt der primitive Gaumen die Narinen von den primitiven Choanen. Nur eine seichte Rinne giebt zeitweise die Lage des früheren Nasenspaltes an (siehe Fig. 53).



Fig. 51.



Fig. 52.

Fig. 51. Kopf eines Hühnchenembryos von 130 Stunden; von unten. Vergr. 10:1. Nach KEIBEL. Offene Nasenrinne; die Gesichtsfortsätze beginnen sich einander zu nähern.

Fig. 52. Gesichtsfortsätze und Nasenrinne eines Hühnchenembryos von 147 Stunden. Vergr. 10:1. Nach KEIBEL. Aeußerer Nasen- und Oberkieferfortsatz vereinigen sich mit dem inneren Nasenfortsatz.

Die auf diese Weise entstandene äußere Nasenöffnung nimmt bald spindelförmige Gestalt an; im Bereich des zu einem Vorhof angewachsenen eingestülpten Teiles indifferenten Epithels legen sich die Wände ohne Wucherung aufeinander, so daß das Lumen völlig schwindet; erst gegen Ende der Bebrütung öffnet es sich wieder (BORN). ABRAHAM notiert den gleichen Verschluß bei Embryonen des Wellensittichs. Die Wände biegen sich konvex nach medial vor und bilden so die erste Anlage der den Vögeln eigentümlichen Vorhofsmuschel. Zugleich setzt sich die Kante, welche Gesicht und Gaumenfläche schied, schärfer ab und wächst als Andeutung des Schnabels nach vorn. Damit (6.—7. Tag) verwischt sich das Relief des Gesichts, die Apertura externa wird kürzer und

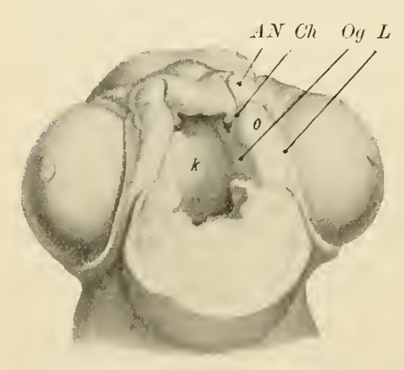


Fig. 53. Kopf eines Hühnchens vom 6. Tage; von unten. Nach BORN (1879). *AN* Apertura externa. *Ch* Choane. *k* Dach der primitiven Mundhöhle. *L* Lid. *O* Oberkieferfortsatz. *Og* Gaumenleisten.

läßt, nach innen konvex vorspringend, auch von außen die lateral weiter vorgewachsene Vorhofsmuschel erkennen.

Deutlicher treten die Gaumenleisten der Oberkieferfortsätze am 6.—7. Tage hervor; ihr vorderes Ende verwächst mit dem hinteren Teil des inneren Nasenfortsatzes, so daß die primitiven Choanen überdacht werden (s. Fig. 53) und mit weiterem Medialwachsen der Processus palatini dem Blick auf die Gaumenfläche völlig entschwinden. Die Gaumenleisten erreichen sich am 11. Tage, verwachsen aber nicht miteinander: die Vögel besitzen einen gespaltenen Gaumen, durch dessen median gelegene spaltförmige Oeffnung (sekundäre Choanen) die Nasenhöhlen mit dem Mund kommunizieren. Es wird so ein nach unten nicht abgeschlossener Nasenrachengang von der Mundhöhle abgetrennt und der Nasenhöhle zuerteilt, der auch noch durch ein von der Schädelbasis frei herabhängendes Septum unvollkommen in 2 Teile geschieden wird. Die Grenze zwischen primitiver Choane und Nasenrachengang ist übrigens schon früh verwischt, indem der Choanalgang bei dem allgemeinen Längenwachstum des Riechsackes ebenfalls an Ausdehnung gewinnt und sich nicht mehr scharf gegen die Nasenhöhle absetzt.

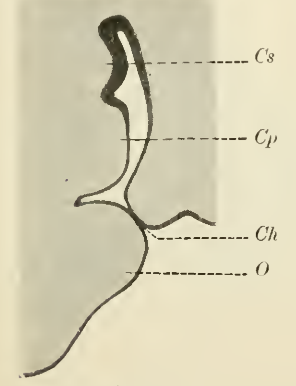


Fig. 54.

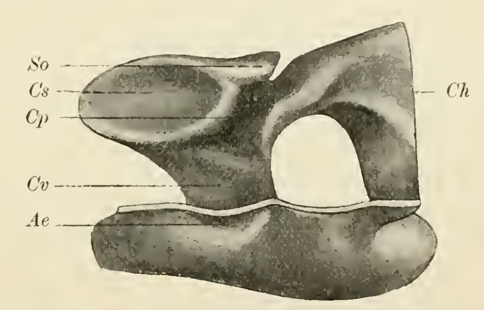


Fig. 55.

Fig. 54. Schnitt durch das Geruchsorgan eines Hühnchens vom 6. Tage. Vergr. 35 : 1. Nach Born (1879). *Ch* Choane. *Cp* primäre, *Cs* sekundäre Muschel. *O* Oberkieferfortsatz.

Fig. 55. Modell des Geruchsackes eines Hühnchens vom Stad. 30 (Keibel, N.T.) von außen. Nach Cohn (1902). *Ae* Apertura externa. *Ch* Choane. *Cp* Concha primaria. *Cs* Concha secund. *Cv* Concha vestibuli. *So* Sinus orbitalis.

Auch im Inneren des Riechorgans finden sich Bildungen, die von den bei den Reptilien beschriebenen abweichen. Bereits vor der Verklebung der Gesichtsfortsätze zur Anlage des primitiven Gaumens (am 4. Tag) zeigen sich an der seitlichen Wand der Nasenhöhle die ersten Andeutungen der Muscheln. Ein ventraler Wulst entsteht früher und ist deutlicher abgesetzt (primäre, mittlere Muschel), die dorsale (sekundäre, obere) Muschel legt sich etwas später an der dorsalen Spitze des apikalen Blindsacks an (s. Fig. 54 u. 55). Anfangs tragen beide Sinnesepithel, später bildet sich die Bekleidung der unteren Muschel zu niedrigem Respirationsepithel um. Wie bei den Eidechsen verschmälert sich die Ansatzstelle der unteren Muschel, während die obere als breit aufsitzende Erhöhung bestehen bleibt. Am 8. Tage stellt die ventrale Einragung einen mit schmalem Rand ansitzenden, mit breiter freier Fläche ins Lumen vor-

gedrängten Wulst dar. Dieses dicke Ende läßt allmählich eine sich erst nach unten, dann nach innen und oben biegende Lamelle entstehen, bis die $1^1/_2$mal eingerollte Muschel der Vögel resultiert. Dieser Prozeß schreitet von vorn nach hinten fort. Interessant ist, daß Abraham beim Wellensittich die mittlere Muschel während der Embryonalzeit gerollt fand, was beim Erwachsenen nach Gegenbaur nicht mehr der Fall ist; eine obere Muschel konnte er nicht entdecken.

Trotz dieses verschiedenen Aussehens liegt kein Grund vor, in den beiden Muscheln verschiedenartige Bildungen zu sehen; beide entstehen in völlig gleicher Weise durch Umwachsungs- und Abschnürungsvorgänge an der seitlichen mit Sinneszellen bekleideten Wand der Nasenhöhle und so kann man auch in dem oberen „Riechwulst" (Gegenbaur) eine echte Muschel erblicken, gleichviel, wie sich die weit später entstehenden Knorpelstützen verhalten.

Dagegen ist die Vorhofsmuschel, welche ihre Entstehung aus indifferentem, eingestülptem Epithel nimmt, genetisch eine andere Bildung. Auch sie verändert sich noch stark. Ihre Ansatzstelle verschmälert sich und rückt an die Decke hinauf, so daß sie eine herabhängende Platte bildet, welche sich konvex nach innen und vorn vorwölbt, sich um eine ebensolche Einragung der lateralen Wand krümmend. Ihr vorderes Ende bleibt in der Apertura externa von außen sichtbar.

Die ganze Nasenhöhle wächst zeitig in die Länge, wobei die beiden Oeffnungen sich weit voneinander entfernen. Doch verlängern sich nicht alle Teile gleichmäßig. Erst betrifft diese Zunahme hauptsächlich die eigentliche Nasenhöhle, die sich auch erniedrigt; später wird der Vorhof mit Verlängerung des zwischen den Augen gelegenen Ethmoidalteils in die Länge gezogen; noch am 7. Tage ist er erst ein Drittel so lang wie die Haupthöhle, während beide Teile beim erwachsenen Huhn die gleiche Ausdehnung besitzen. Schon am 11. Tage fand Born zwischen Atrium und Hauptraum am Boden eine quere Leiste ausgebildet.

Das Auswachsen des Schnabels wirkt auch stark auf die Gestalt des Riechorgans ein. Am 6.—7. Tage (s. Fig. 55) bildet die sekundäre, obere Muschel, von außen gesehen, eine tiefe Bucht am apicalen Blindsack; die eben erst angedeutete Concha vestibuli befindet sich viel weiter nach hinten, direkt unter der primären mittleren Muschel. Das Vorschieben des Schnabels nimmt die Narinen mit, dadurch rückt die Vorhofsmuschel ans apicale Ende; die obere Muschel erhält eine ihrem Namen entsprechende obere Lage und kommt schließlich hinter die mittlere zu liegen.

Der Orbitalsinus legt sich schon früh als Ausstülpung über dem hinteren Ansatz der primären Muschel an; schon das Modell zeigt ihn (s. Fig. 55). Er wächst lateral und nach vorn und hat sich bereits am 10. Tage weiter entwickelt, doch ist von den weiteren Ausstülpungen des Sinus maxillaris und palatinus noch nichts zu sehen.

Fast jeder Untersucher bemühte sich beim Studium der Entwickelung der Vogelnase ein dem Jakobson'schen Organ homologes Gebilde in embryonaler Zeit aufzufinden in der richtigen Erwägung, daß ein bei Reptilien und auch Säugern so hoch ausgebildetes Organ doch wenigstens während der Entwickelung beim Vogel Spuren hinterlassen haben müßte. Einige Forscher glaubten auch, entsprechende Organe entdeckt zu haben; Ganin z. B. nahm an, daß in dem Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse am Septum (s. d.) ein Rudiment des-

selben zu erkennen sei, während MIHALCOVICS die Homologie auf den proximalen, engen Anfangsteil des Ganges beschränkt wissen wollte. KÖLLIKER hatte zuerst auf die Aehnlichkeit beider Gebilde hingewiesen, doch hob bereits BORN mit Recht hervor, daß der sich so spät (beim Hühnchen am 8. Tage) vom Epithel des Vorhofs als solider Zapfen abschnürende Drüsengang unmöglich mit dem JAKOBSON'schen Organ zu vergleichen sei, das bei allen Amnioten in weit früheren Stadien (offene Nasenrinne) aus dem Sinnesepithel entsteht.

Und doch ist ein Rudiment desselben vorhanden. Schnittserien durch Hühnerembryonen mit offener Nasenrinne (Kopflänge 5,6 mm) zeigen an der ventralen Partie der medialen Wand des Geruchssackes im Bereich des Sinnesepithels eine seichte Grube, welche, leicht sichtbar von der breiten Oeffnung, nach Lage und Gestalt genau dem JAKOBSON'schen Organ, wie es sich bei Reptilien anlegt, entspricht (s. Fig. 56); ein Vergleich entsprechender Stadien beweist die Homologie deutlich (COHN). Die Einsenkung erstreckt sich als längliche Rinne an der Innenseite des Nasensackes hin, ist allerdings seicht und bleibt nur kurze Zeit kenntlich; schon bei nur wenig älteren Stadien sucht man vergeblich nach der völlig verschwundenen Bildung.

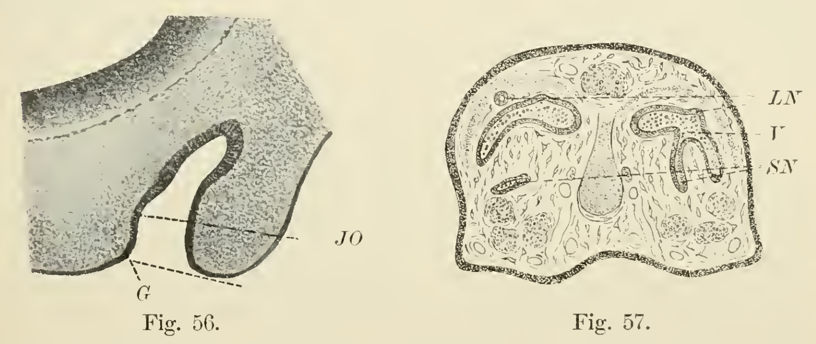


Fig. 56. Fig. 57.

Fig. 56. Schnitt durch einen Hühnchenembryo von 5,6 mm Kopflänge. Vergr. 50 : 1. Nach COHN (1902). *G* Grenze zwischen Sinnes- und äußerem Epithel. *JO* JAKOBSON'sches Organ.

Fig. 57. Querschnitt durch den vorderen Teil des Vorhofes eines Taubenembryos von 10 Tagen. Vergr. 25—30 : 1. Nach GANIN (1890). *LN* lateraler, *SN* septaler Nasendrüsengang. *V* Vestibulum.

Von Drüsen schnüren sich ein oder zwei größere Anlagen von der Nasenhöhle ab, am 9. Tag auch die Gaumendrüsen vom maxillaren Gaumen.

Die septale Drüse (sonst seitliche Nasendrüse) entsteht beim Hühnchen nach BORN am 8. Tage am hinteren Ende der Innenwand des Vorhofs als solider Epithelzapfen, der nach hinten wächst, weiter in die Vorhof und Nasenhöhle unten trennende Falte (s. p. 48) hineinwuchert und so an die Außenseite gelangt. Erst nachdem er sich dort gespalten hat, — seitlich vom Ansatz der primären Muschel — und Drüsenschläuche von ihm aus weiter nach hinten ausgesproßt sind, erhält er ein Lumen.

GANIN beobachtete bei Gallus, Meleagris, Bonasia, Perdrix allein diesen Ausführungsgang der lateral gelegenen Drüse. Dagegen fand er bei einer großen Reihe von Vögeln (Anser, Anas, Columba, Picus, Sperlings- und Rabenvögel) noch eine zweite Mündung an der lateralen

Seite (s. Fig. 57). Bei Taubenembryonen entsteht am 8. Tage von der äußeren Vorhofswand dicht an der vorderen Grenze des Sinnesepithels in Zusammenhang mit dem hinteren Teil der Concha vestibuli eine solide Knospe, welche nach hinten wächst und am 12. Tage dem hinteren Ende des inneren Ganges schon sehr nahe liegt. Mit Recht homologisiert Ganin diesen Teil der an gleicher Stelle sich bildenden seitlichen Nasendrüse der Reptilien (die Stenson'sche Drüse der Säuger ist wohl anderen Ursprungs, s. u. p. 72), während er den septalen Gang entweder als Rest einer septalen Drüse oder — dies ist nach Obigem zurückzuweisen — als rudimentäres Jakobson-sches Organ aufgefaßt wissen will.

8. Säuger.

Die Entwickelung des Geruchsorgans zeigt in der Reihe der Säugetiere inklus. Mensch so geringfügige Differenzen, daß es sich nicht als praktisch erweist, die einzelnen Klassen getrennt zu besprechen; besondere Eigentümlichkeiten in der Entwickelung werden speciell für den Menschen und die Monotremen an geeigneter Stelle gebührend hervorgehoben werden. Nur über die Cetaceen, deren so stark umgebildetes Riechorgan sich noch nicht völlig auf das der anderen Mammalier zurückführen läßt, werden am Schluß dieses Kapitels einige zusammenfassende Bemerkungen angefügt werden.

Erste Anlage: Nasenfeld und Nasenrinne.

Als erste Andeutung des Riechorgans zeigen auch die Säuger eine Verdickung des Epithels zu beiden Seiten des Vorderkopfes, (Area nasalis, Riechfeld, Nasenfeld, His). Die Zellen verlängern sich in diesem Bezirk und vermehren sich stark, so daß das Epithel mehrschichtig wird. Dieses Riechfeld ist bald scharf begrenzt, besonders dorsal und nach der Kopfspitze zu, und von ziemlich gleichmäßiger Dicke (s. Fig. 58).

Die Zeit seines Auftretens fällt noch etwas später als bei den Vögeln, jedoch noch vor Sichtbarwerden einer Linsenverdickung (Kaninchen). Keibel entdeckte die erste Anlage bei Schweinsembryonen mit 30 Ursegmenten (Normentafel No. 65), beim Kaninchen fand ich sie am 11. Tage (29 Urwirbel). Für den menschlichen Embryo setzt Mihalcovics (1899) als Termin den Anfang der 3. Woche. Jvar Bromann fand bei einem Embryo von beinahe 3 mm Länge weder verdicktes Riech- noch Linsenepithel, ich sah eine Area nasalis von 330 μ Länge, 410 μ dorsalventraler Höhe und 47 μ Dicke bei einem Keime vom Beginn der 4. Woche (s. Fig. 58).

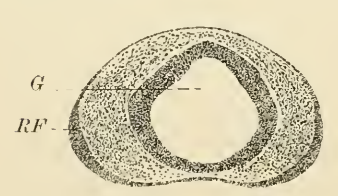


Fig. 58. Schnitt durch den Vorderkopf eines menschlichen Embryos der 4. Woche. No. 137 G. 31 der Sammlung des anat.-biolog. Instituts Berlin. Vergr. 50 : 1. *G* Gehirn. *RF* Riechfeld.

Sehr bald wandelt sich die flache Zellplatte zu einer seichten Einsenkung um; Keibel (Normentafel) notiert dies bei einem Schweinsembryo von 40 Ursegmenten, Piper für einen menschlichen vom 26. Tage (39 Urwirbel), Mihalcovics verlegt den Beginn der Fossa olfactoria für den Menschen ans Ende der 3. Woche.

Diese flache Grube senkt sich sodann zu einer tiefen Tasche ein (4. Woche, Mensch, MIHALCOVICS), deren Eingang längsgerichtet ist und deren Boden mit dem Ventralrücken der ganzen Anlage sich nach der Dorsalfläche zu neigt (s. Fig. 59). Auch hier wird die tiefe Rinne anfangs allein von dem wuchernden Sinnesepithel ausgekleidet — die umgebende Oberhaut bleibt lange Zeit durchaus unbeteiligt.



Fig. 59. Schweinsembryo von 20 Tagen mit Nasengrube. Vergr. 5 : 1. Nach KEIBEL (A. L. II. 1897).

Das Organ bleibt längere Zeit an der Seite des Kopfes liegen; dies wird begünstigt durch ein starkes Vorwachsen des intranasalen Teiles (innerer Stirnfortsatz), wodurch ein Mißverhältnis zwischen den beiden Wänden der Sinnesgrube geschaffen wird; die kurze laterale Wand läßt einen großen Teil der Innenseite unbedeckt; dies ist bei Säugern (Kaninchen) (s. Fig. 59) besser ausgeprägt als beim Menschen, bei welchem der seitliche Stirnfortsatz bald herunterwächst, so daß die Anlage auf die Ventralseite des Kopfes zu liegen kommt (s. Fig. 60).

Drei Prozesse treten jetzt in Thätigkeit und verändern die einfache Rinne: das Auftreten der Gesichtsfortsätze bedingt die Umwandlung derselben in einen Blindsack, welcher durch Durchbruch in die Mundhöhle die primitiven Choanen entstehen läßt; hieran schließt sich die Bildung des sekundären Gaumens an. Sodann werden von den Wänden des Sinnesorgans muschelartige Vorsprünge abgeschnürt, und sehr früh zeigt sich an der Innenwand das JAKOBSON'sche Organ. Diese Vorgänge verlaufen gleichzeitig; doch erfordert ihr Verständnis eine gesonderte Beschreibung der einzelnen Prozesse; über das zeitliche Verhältnis geben die Abbildungen genügende Auskunft.

Bildung der Gesichtsfortsätze und des Nasenblindsackes.

Mit dem Auftreten der Gesichtsfortsätze wölben sich die Ränder der Nasengrube vor und verlagern die Sinneszellen in die Tiefe: es entstehen ein innerer und äußerer Nasenfortsatz, welchen der Oberkieferfortsatz vom 1. Kiemenbogen entgegenwächst. Auch dieser beteiligt sich an der Begrenzung des Riechorgans, wenn auch bei Säugern und beim Menschen in etwas verschiedener Ausdehnung.

Der Geruchssack zeigt bald, daß sein hinteres Ende tiefer eingestülpt ist als das apicale, welches bei Sauropsiden in frühen Stadien steiler eingesenkt war. Dieser hintere Blindsack vertieft sich sehr bald und schnell durch einen Verschluß der Nasenrinne von hinten nach vorn infolge Zusammenwachsens ihrer Ränder. Dies wird bewiesen einmal durch direkte Messungen, welche ergaben, daß trotz der Verlängerung des ganzen Riechsackes die äußere Nasenöffnung sich im Laufe der Entwickelung verkleinert. Ferner sprechen dafür die Beobachtungen, daß bei allen Säugern die Bildung

des Blindsackes im Bereiche der Oberkieferfortsätze beginnt und sich erst später auf die äußeren Nasenfortsätze erstreckt, und daß die anfangs deutlich in der Nasenrinne sichtbare Oeffnung des JAKOBSONschen Organs dem Auge verschwindet und in den abgeschlossenen Teil einbezogen wird (Kaninchen). Einige Zahlen illustrieren das Gesagte: bei einem Kaninchenembryo von 3,1 mm Kopflänge beträgt die Länge des Riechsackes 0,6, die des hinteren Blindsackes 0,08 und der äußeren Oeffnung 0.521 mm; dieselben Verhältnisse betragen bei einem solchen von 3,9 mm Kopflänge 0,720, 0,300 und 0,380 mm.

Die erste Anlage des Blindsackes liegt bei Kaninchen und Mensch im Bereich des Oberkieferfortsatzes. Bald greift aber die Verschmelzung des Ränder beim Kaninchen auf den äußeren Nasenfortsatz über, so daß man bei Säugern den erstgenannten Fortsatz erst später beteiligt glaubte. Doch fand ich noch bei einem Kaninchenembryo von 3,4 mm Kopflänge den hinteren Blindsack seitlich nur vom Oberkieferfortsatz begrenzt. Bei menschlichen Embryonen dagegen bilden diese Auswüchse des 1. Kiemenbogens lange Zeit allein die laterale Wand des Blindsackes; der äußere Nasenfortsatz endet an der hinteren Abgrenzung der Rinne (s. Fig. 60), tritt indes später sicher, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, in Verbindung mit dem inneren Nasenfortsatze[1]).

HOCHSTETTER, welcher diese eigenartige Umbildung der Nasenrinne der Säuger zuerst erkannte, bemerkte wohl den Unterschied zwischen Mensch und den anderen Säugern, nahm aber an, daß bei ersterem der laterale Nasenfortsatz überhaupt bei der Bildung des Blindsackes unbeteiligt sei, und glaubte so einen wenn auch unwichtigen Unterschied in der Entwickelung aufstellen zu müssen; diese Differenz beschränkt sich indes nach Obigem auf eine zeitliche Verschiebung in der Verwachsung des betreffenden Fortsatzes mit der medialen Wand des Riechsackes.

Jedenfalls tritt diese Verschmelzung ein und erklärt so ungezwungen den von HIS beschriebenen Befund bei einer menschlichen Mißbildung, welche zwar gespaltene Lippen und Gaumen, aber ein unten abgeschlossenes Nasenloch zeigte: hier war eben nur die Vereinigung des Oberkieferfortsatzes mit dem inneren Nasenfortsatze unterblieben.

Ob TIEMANN recht hat, wenn er bei Fledermaus und Rind die Oberkieferfortsätze erst nach Bildung der primitiven Choanen nach vorn zur Begrenzung der Nase wachsen läßt, bleibt noch zu erweisen.

Das Relief des Gesichtes, welches ein menschlicher Embryo von 10,5 mm Länge zeigt, illustriert am besten beifolgende Abbildung eines Modelles des Vorderkopfes (s. Fig. 60). Der Eingang in die Riechsäcke besitzt eine birnförmige, nach der Kopfsitze zu breite Gestalt; dort läuft die Rinne seicht aus, das Sinnesepithel reicht noch fast bis an den Rand der Grube; im apicalen Teil sind die Nasenfortsätze also noch gering ausgebildet. Im Bereich des geschlossenen Blindsackes buchten sich die inneren Nasenfortsätze aber kugelig vor und bilden die Processus globulares (HIS), welche sich also mit den Oberkieferfortsätzen vereinigt haben. Die Grenze

1) Dies giebt auch HIS (1901) zu in seinem neuesten Aufsatz, der erst nach Fertigstellung dieses Kapitels erschien und daher leider nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

dieser Wülste, innerhalb welcher der Nasensack mit der epithelialen Bedeckung des Kopfes zusammenhängt, ist rinnenartig eingezogen (deutlich bei Mensch und Hund, undeutlich beim Schwein).

Die beiden Nasenöffnungen stehen noch weit auseinander; das Septum ist breit und seine Mitte zur Area infranasalis (His) eingesunken. Undeutlich setzt sich ein dreieckiges Feld zwischen den Hemisphären und dem Septum als Area triangularis (His) ab.

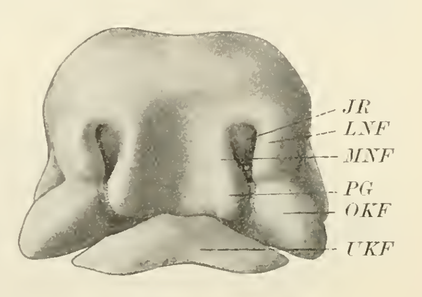


Fig. 60. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 10,5 mm Länge. Vergr. 12,5 : 1. Ventralansicht. *JR* Jakobson'sche Rinne. *LNF* lateraler, *MNF* medialer Nasenfortsatz. *PG* Processus globularis. *OKF* Ober-, *UKF* Unterkieferfortsatz.

Bildung des primitiven Gaumens und der primitiven Choanen.

Der Blindsack, dessen Ausdehnung in Fig. 60 durch eine gestrichelte Linie angegeben ist, erreicht noch nicht die Länge des offenen Eingangs, da zeigt schon die Epithelbrücke, welche den Riechsack im Bereich der erwähnten Furche mit dem äußeren Epithel verbindet, den ersten Beginn der Durchreißung auf einer Seite. Diese Dehiscenz schreitet mit dem Längenwachstum des Organs nach beiden Seiten zu fort, ohne den oralen Grund des Blindsackes mit abzuheben. Durch die so geschaffene Brücke tritt Bindegewebe ein und vereinigt die erst nur epithelial verschmolzenen Gesichtsfortsätze auch in ihren mesodermalen Teilen; so bildet das Geruchsorgan einen Blindsack, der apical mit weiter Oeffnung nach außen mündet, eine Strecke weit frei im Mesoderm liegt und mit seinem blinden Ende wieder an die Epidermis stößt.

Diese letzte Verbindung bleibt lange bestehen, hier findet kein Durchbruch von Mesoderm statt. Dagegen weitet sich diese Verschmelzungsstelle mit der Breitenzunahme des Lumens im hinteren Teil des Nasensackes stark aus und wird zu einer dünnen Membran, welche das hintere Ende des Riechorgans von der Mundhöhle trennt (Membrana bucconasalis, Hochstetter). Beim Menschen (s. Fig. 61) ist diese Haut weiter als bei dem Kaninchen (Fig. 69b), bei welchem die beiden Seiten enger aneinander schließen.

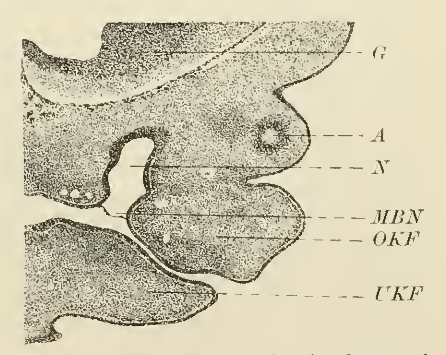


Fig. 61. Schnitt durch das orale Ende des Nasenblindsackes eines menschlichen Embryos des 2. Monats. No. 67 anat.-biol. Institut Berlin. Vergr. 22,5 : 1. *A* Auge. *G* Gehirn. *MBN* Membrana bucconasalis. *N* Nasenhöhle. Der Strich schneidet die Einragung der Maxilloturbinale. *OKF* Ober-, *UKF* Unterkieferfortsatz.

Die Membran verdünnt sich mit ihrer Verbreiterung immer mehr und reißt schließlich ein, so daß jetzt erst die Nasenhöhle mit dem

Mund in Verbindung gesetzt wird. Das Geruchsorgan hat jetzt eine vordere Oeffnung (Apertura externa, Narine) und eine hintere (primitive Choane, Dursy; innerer Nasengang, Kölliker) erhalten, welche durch eine mesodermhaltige Substanzbrücke (primitiver Gaumen, Dursy) getrennt sind. Letzterer enthält medial das Material des inneren Nasenfortsatzes, lateral in seiner hinteren Partie das des Oberkieferfortsatzes und in seiner vorderen einen größeren oder kleineren Anteil des äußeren Nasenfortsatzes (s. Fig. 62).



Fig. 62. Modell des Vorderkopfes eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge. No. B anat.-biol. Inst. Berlin. Vergr. 12,5 : 1. *AE* Apert. externa. *Ch* primitive Choane. *LNF* lateraler Nasenfortsatz. *O* Auge. *OKF* Oberkieferfortsatz. *Pp* Processus palatini.

Die primitiven Choanen entstehen auf diese Weise bei Mensch, Schwein, Kaninchen, Hund, Rind, Schaf, Fledermaus (Tiemann).

Dagegen beschreibt Seydel für Echidna einen anderen Bildungsmodus, welcher dem bei den Sauropsiden beschriebenen entspricht.

In erster Anlage fand Seydel beim Ameisenigel eine oral auslaufende Nasenrinne, welche durch Bildung der Nasenfortsätze vertieft wird. Diese seitlichen Wülste wachsen einander entgegen, verkleben epithelial in der Mitte ihres Verlaufs und bilden nach Durchbruch der epithelialen Verschmelzungsstelle durch Mesoderm einen primitiven Gaumen, welcher eine Apertura externa und eine von Anfang an offene Choane scheidet. Der Oberkieferfortsatz ist bei frühen Stadien unbeteiligt an der Begrenzung der Nasengrube; erst später schiebt er sich vor und gelangt an die laterale Seite der Apertura interna.

Seydel findet in diesem Entwickelungsmodus den primären Charakter, der sich von den Sauropsiden erhalten hat; aus ihm soll sich der für die übrigen Säuger beschriebene herausgebildet haben. Doch ist es nicht unmöglich, daß ihm ein Stadium mit noch bestehender Membrana bucconasalis gefehlt hat, und daß er eine ebenfalls sekundär durchgebrochene Choane vor sich hatte; ist dies nicht der Fall — eine ununterbrochene Reihe von Stadien des kostbaren Materials wäre dazu nötig —, so ist sein Befund allerdings von weittragender Bedeutung.

Es ist das Verdienst Hochstetter's, den Durchbruch der primitiven Choanen beim Säuger- und Menschenembryo entdeckt zu haben. Frühere Autoren (Rathke, His) gaben an, daß auch hier wie bei Reptilien und Vögeln eine Nasenrinne durch 2 seitliche Fortsätze überwölbt und zum Kanal umgestaltet werde; Keibel erkannte, daß Bilder, die solches vortäuschten, entstünden, wenn die Embryonen schlecht konserviert waren und das Epithel des Kopfes durch Maceration verloren hatten; dann stand allerdings eine Zeit lang der Riechblindsack mit der Gesichtsfläche durch eine schmale Spalte in Kommunikation.

Die primären Choanen der Säuger inklus. Mensch entstehen also erst durch Eröffnung des hinteren Endes des Nasenblindsackes, nach Durchreißen der Membrana bucconasalis, und es existiert bei Säugern keine primäre Verbindung der Nasenhöhle mit der Mundhöhle, keine Mundnasenrinne (HOCHSTETTER).

Nur oberflächlich ähnelt der hier geschilderte Vorgang der Choanenbildung der Amphibien, bei welchen der Nasensack frei im Mesoderm vorwuchernd in den entodermalen Vorderdarm durchbricht. Bei den Gymnophionen setzte eine Epithelfalte das Sinnesorgan mit der Mundbucht in Verbindung, welche in ähnlicher Weise, wie es für die Säuger beschrieben wurde, vom Mesoderm durchbrochen wird, doch lag diese Falte seitlich von der Riechgrube.

Eine Entscheidung über die Art, wie sich die Choanenbildung der Mammalier von der der Sauropsiden ableitet, ist bei dem Mangel von Uebergangsstadien nicht zu treffen.

Die „primitiven Gaumenspalten" verlängern sich bald erheblich, so daß (im Gegensatz zu den Amphibien) der primäre Gaumen relativ kurz wird. Ob sich auch ihre hinteren Ränder wieder aneinander legen (DURSY, SEYDEL), ist nicht zu erweisen: jedenfalls bildet die Nasenhöhle bald einen mehr oder weniger weit die Choanen überragenden hinteren Blindsack, der durch eine Lamina terminalis von der Mundhöhle geschieden ist.

Die primitive Nasenhöhle.

Das so entstandene, im Inneren durch Bildung der Muscheln und des JAKOBSON'schen Organs (s. u. p. 60) schon kompliziert gestaltete Riechorgan stellt die primitive Nasenhöhle dar, welche erst durch Hinzufügung eines Teiles der Mundhöhle infolge Bildung des sekundären Gaumens zur sekundären, definitiven Nasenhöhle wird.

Die untere Grenze dieses primitiven Raumes ist scharf zu ziehen. Die anfangs kurzen, dann langen, spaltförmigen, primitiven Gaumenspalten (DURSY) werden beiderseits eingeengt, indem die Ränder derselben sich entgegenwachsen: das untere Ende des noch breiten Septum ladet etwas lateral aus, und am Oberkieferfortsatz bildet sich eine Längsleiste aus (primitive Gaumenleiste, DURSY), welche mit dem darüber liegenden Maxilloturbinale den unteren Nasengang begrenzt, das Septum fast berührt und eine Art von unterem Verschluß für die Nasenhöhle herstellt (s. Fig. 64). Die untere Grenze des primären Nasenraumes liegt also nicht am unteren Rande der Maxilloturbinale, wie KÖLLIKER angab, sondern noch unterhalb des unteren Nasenganges. Auch bei Echidna fand SEYDEL eine gut ausgeprägte, aber bald sich verwischende primitive Gaumenleiste.

Der primitive Gaumen bildet nicht allein einen Teil des definitiven Munddaches, da er auch das Material für die Lippen enthält; mit der stärkeren Absetzung der Gesichts- von der Gaumenfläche zerfällt er in einen Gesichts- und Gaumenabschnitt. Ersterer wird bei der Bildung der Lippen verwandt, bei welcher die Processus globulares mit den Oberkieferfortsätzen verschmelzen. Letzterer bildet den Zwischenkiefergaumen (Palatum praemaxillare) und enthält in seinen seitlichen Teilen nur Material des

Oberkieferfortsatzes, nicht mehr des seitlichen Nasenfortsatzes. Die Processus globulares setzen sich nach His beim menschlichen Embryo als Laminae nasales auf den primitiven Gaumen fort und sind durch eine Furche voneinander geschieden. Nach His (1880—85) sollen sie das Septum durch Verschmelzung hervorgehen lassen: dieses entstünde demnach „durch mediane Verbindung ursprünglich getrennter Anlagen". Ich glaube eher, daß eine Ausgleichung der Rinne die einheitlich angelegte Scheidewand bildet; von Verwachsungen vermochte ich nirgends etwas aufzufinden.

Bildung des definitiven Gaumens und der Canales nasopalatini (Stenonis).

Obgleich die im folgenden beschriebenen Vorgänge teilweise erst in spätere Zeit fallen, so schließt sich ihre Darstellung am besten an die der Entstehung des primitiven Gaumens an. Die Bildung eines Munddaches hinter den primitiven Choanen wird erst ermöglicht durch Vorwachsen des Ethmoidalteils des Kopfes. Die hinteren Nasenöffnungen rücken damit weiter vor und schaffen somit Platz für Bildungen, die sich pharyngeal über sie hinaus erstrecken. Die anfangs kurze Mundhöhle verlängert sich bedeutend.

Die Bildung des sekundären Gaumens wird eingeleitet durch das Auftreten von sagittal gestellten Wülsten an der Seitenwand der primitiven Mundhöhle, der Innenseite der Oberkieferfortsätze (6.—7. Woche; die Daten beziehen sich auf die Verhältnisse beim menschlichen Embryo,

Fig. 63. Gaumen eines 3,8 cm langen menschlichen Foetus. Nach Dursy (1869). *Ae* Apert. externa. *Ch* primitive Choanen, von den Gaumenfortsätzen (*G*) überwölbt, welche in ihrer Mitte zackenartig vorspringen (*z*), zur Anlage der Uvula.

für welchen auch hauptsächlich die Beschreibung gilt). Diese sekundären Gaumenleisten reichen vom vorderen Ende der primitiven Choanen über deren Bereich hinaus bis in den Pharynx hinab, in der Kehlkopfgegend verstreichend. Sie beginnen vorn niedrig, erheben sich in ihrem Verlaufe stärker, um nach einer vorspringenden Ecke (Anlage des Zäpfchens) wieder flacher zu werden (s. Fig. 63). Diese vorspringenden Ecken fand Dursy auch an den Gaumenleisten von Säugetierembryonen, obgleich es bei diesen nicht zur Bildung einer Uvula kommt. Die Processus palatini nehmen die primitiven Gaumenleisten in sich auf, welche eine unbedeutende Schleimhautfalte an ihrem oberen Rande bilden. Ihre freie Kante sieht nach unten, da die Zunge, welche die primäre Mundhöhle völlig ausfüllt, vorerst ein Wachsen nach innen nicht gestattet (s. Fig. 64).

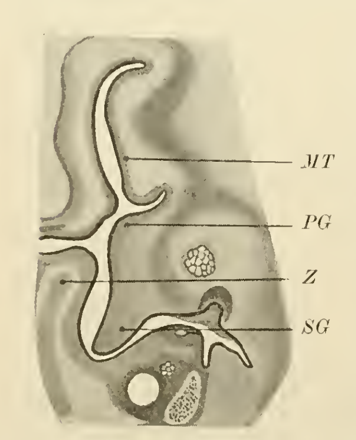


Fig. 64. Frontalschnitt durch die Nasengegend eines Rindsembryos. Nach Dursy (1869). *MT* Maxilloturbinale. *PG* primitive, *SG* sekundäre Gaumenleiste. *Z* Zunge.

Später zieht sich die Zunge nach unten zurück, und die Processus

palatini stellen sich in die Horizontalebene ein: ihre freien Kanten stehen sich gegenüber und beginnen (9.—10. Woche, MIHALCOVICS) sich entgegenzuwachsen, zwischen sich die „sekundäre Gaumenspalte" (DURSY) fassend (s. Fig. 65). Die erste Berührung findet hinter ihrem vorderen Ende statt; die Verschmelzung schreitet von da nach beiden Seiten zu fort und ist in der 11.—12. Woche vollendet. Die primitiven Choanen werden durch diesen Prozeß erst seitlich bedeckt und entschwinden dem Blicke im Laufe des weiteren Wachstums dieser Platten völlig; die Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle geschieht dann durch die sekundäre Gaumenspalte und nach deren Schluß allein durch die „sekundären Choanen" über dem hinteren Ende des verwachsenen Gaumens.

Diese Verwachsung ist auch hier anfangs epithelial, später eine mesodermale; als Reste der Epithelien können sich an den Verschmelzungsstellen Epithelperlen erhalten (LEBOUCQ).

Die Vereinigung der Gaumenfortsätze nach hinten vollzieht sich nur bis an die Anlage des Zäpfchens heran, reicht aber über den Bereich der primitiven Choanen heraus; so wird ein hinter dem Riechorgan gelegener Nasenrachengang (Meatus naso-pharyngeus) von verschiedener Länge gebildet, der zwischen Schädelbasis und Gaumen verläuft und die hinteren Nasenöffnungen weit nach hinten verlagert. Noch weiter pharyngeal bleiben die Falten unvereinigt und formieren die Arcus palato-pharyngei. Später scheidet sich der durch die Vereinigung der beiden Platten entstandene Gaumen mit Verknöcherung des vorderen Abschnittes in einen harten und weichen; von letzterem hängt beim Mensch die durch die letzte Verschmelzung entstandene, also auch paarig angelegte Uvula herab.

Die Gaumenleisten verwachsen demnach direkt miteinander, und die beiden Nasenhöhlen kommunizieren noch eine Zeit lang oberhalb dieses Bodens. Doch ist bald der zwischen den primitiven Choanen gelegene Teil der Schädelbasis nach unten gewachsen und verschmilzt von vorn nach hinten mit dem geschlossenen Gaumen, auch hinter den primitiven Choanen den Nasenrachenraum mehr oder weniger weit paarig gestaltend. Dadurch werden die beiden Geruchsorgane völlig voneinander abgeschlossen.

Nach vorn zu gelangen die Gaumenplatten ebenfalls nicht in ganzer Ausdehnung in Berührung; der vordere Teil des zwischen den primitiven Choanen gelegenen Septum senkt sich nämlich tief herunter bis ins Niveau dieser Fortsätze und keilt sich dreieckig zwischen die vorderen Kanten der Gaumenplatte ein (s. Fig. 65).

Mit diesem mittleren Teil vereinigen sich nun die letzteren; die Epithelverschmelzung geht im ganzen Bezirk der Berührung vor sich, das diese Lamelle sprengende Bindegewebe läßt aber jederseits einen nahe der Mittellinie schräg nach innen und unten zur Mundhöhle ziehenden Epithelstrang intakt, welcher später ein Lumen enthält und dann eine Kommunikation zwischen Nasen- und Mundhöhle darstellt; es sind dies die Nasengaumengänge (Ductus nasopalatini, incisivi, Stenonis, s. Fig. 68c).

Diese STENSON'schen Gänge entstehen also durch Aussparen eines kleinen Teiles der sekundären Gaumenspalten, aber nicht im Winkel der Vereinigung der Gaumenplatten mit dem Septum, sondern seitlich davon. Sie ziehen schräg abwärts zur Mundhöhle, wo sie meist

getrennt ausmünden. Zwischen ihnen entwickelt sich ein, aus septalen Teilen hervorgegangenes, papillenartiges Gebilde: Papilla palatina (Merkel).

Der definitive Gaumen besteht somit in seinem vorderen (intermaxillaren) Teil aus den verschmolzenen Enden der inneren Nasen- und Oberkieferfortsätze, hinten aus einem kleinen (an Ausdehnung wechselnden) Stück Septum und sodann den vom Oberkiefer ausgewachsenen Gaumenleisten.

Durch diesen Vorgang ist die definitive sekundäre Nasenhöhle gebildet worden, welche aus dem primären Nasenraum plus dem obersten Teil der primären Mundhöhle besteht (die sekundäre Mundhöhle besitzt demnach eine geringere Ausdehnung als die primäre). Das zugeschlagene Stück beginnt an den Stenson-schen Kanälen und reicht bis zu den definitiven sekundären Choanen. Im Bereich der primitiven Choanen liegt es unter der unteren Muschel und bildet den untersten Teil des unteren Nasenganges, welcher übrigens ebenfalls zeitweise obliteriert und erst sekundär durch Auseinanderweichen der Zellen sein Lumen erhält (s. Fig. 65); der obere Abschnitt des Meatus nar. infer. liegt zwischen Maxilloturbinale und primitiver Gaumenleiste, also schon im Bereich der primitiven Nasenhöhle. Hinter den primitiven Nasenöffnungen setzt sich der Nasenrachengang fort, teilweise unter dem mehr oder weniger ausgebildeten hinteren Blindsack des Riechorgans gelegen und von ihm durch ein Promontorium sphenoidale (Mensch) oder eine längere Lamina terminalis (Säuger) geschieden.

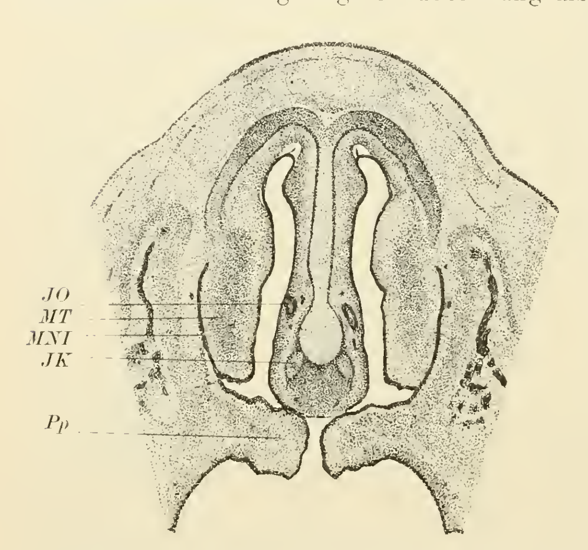


Fig. 65. Schnitt durch das Geruchsorgan eines menschlichen Embryos von 28 mm Länge. G. 33 anat.-biol. Inst. Berlin. Vergr. 20:1. *JO* Jakobson'sches Organ. *JK* Jakobson'scher Knorpel. *MNI* Meatus narium inferior. *MT* Maxilloturbinale. *Pp* Processus palatini.

Der Grenze zwischen primärer und sekundärer Nasenhöhle entspricht demnach beim Menschen eine Linie, die vom vorderen unteren Winkel des Keilbeins bis zur Nasenöffnung des Canalis incisivus gezogen wird (Schwalbe); allerdings rücken in späteren Stadien die hinteren Abschnitte der beiden unteren Muscheln des Menschen, die bei jungen Embryonen über dieser Linie liegen, in den kurzen Nasenrachengang hinein, so daß sich die Grenze, die bei Tieren und menschlichen Föten besser sichtbar ist als beim erwachsenen Menschen, allmählich verwischt.

Im einzelnen scheinen in der Gaumenbildung bei verschiedenen Tierklassen einige Unterschiede zu bestehen. So berichtet Nusbaum,

daß beim Hunde die Processus palatini nur in ihrem hinteren Abschnitt direkt miteinander verschmelzen, während sich vorn die stark nach unten wachsende Nasenscheidewand in ziemlicher Länge zwischen dieselben legt und so nicht unbedeutend zur Bildung des sekundären Gaumens beiträgt; diese Verschmelzung schreitet von vorn nach hinten vor. Auch der Stenson'sche Kanal bildet sich bei demselben Objekt nach Nusbaum in abweichender Weise; der untere Teil des Nasen- und Mundraum verbindenden Epithelstranges atrophiert nämlich, und erst eine vor diesem Strang von der Mundhöhle aus sich bildende hohle Einstülpung setzt sekundär das obere Stück des Nasengaumenganges mit der Mundhöhle in Verbindung.

Dagegen knüpfen die Befunde Seydel's bei Echidna an bekannte Verhältnisse an: am Kieferteil der Oberkieferfortsätze bilden sich die Gaumenleisten aus (s. Fig. 66), welche, ohne vorher nach

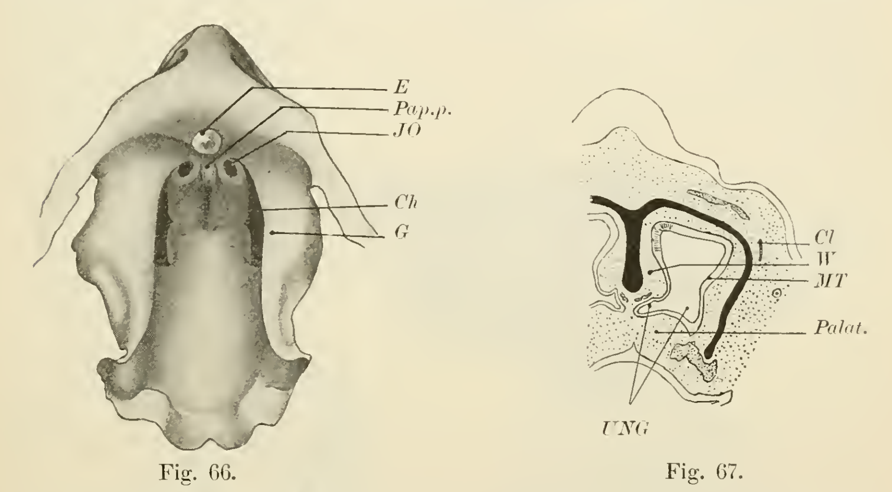


Fig. 66. Fig. 67.

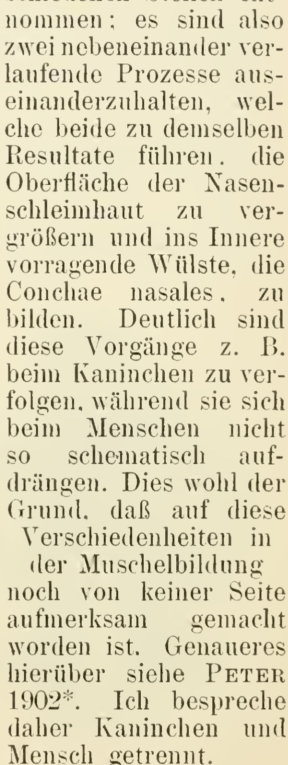
Fig. 66. Modell des Munddaches (ohne Schleimhaut) eines Echidna-Embryos (Stad. 44, Semon). Vergr. 33:1. Nach Seydel (1899). *Ch* primitive Choane. *E* Eizahn. *G* Gaumenplatten. *JO* Jakobson'sches Organ. *Pap.p.* Papilla palatina.

Fig. 67. Schnitt durch die Nase eines älteren Echidna-Embryos (Stad. 46, Semon). Nach Seydel (1899). *Cl* Canal. lacrimal. *MT* Maxilloturbinale. *Palat.* Gaumen. *UNG* unterer Nasengang. *W* unterer Randwulst des Septum.

unten gerichtet zu sein, sich entgegenwachsen und verschmelzen, zuerst am vorderen Ende, an welchem ein Teil des Septum, die Gaumenpapille tragend, in die Bildung des Munddaches mit eingeht. Die Stenson'schen Gänge bleiben beim Verschluß ausgespart. Die Nasenhöhlen sind lange Zeit über dem sekundären Gaumen miteinander in Verbindung. Im hinteren Drittel der Gegend der primitiven Choane erscheint zuerst eine mediane Leiste am Septum, welche mit einer ebensolchen Erhebung des Gaumens verschmilzt, doch ist dieser Verschluß noch bei einer jungen Echidna von 21,5 cm Länge nicht in ganzer Länge erfolgt (Parker) und beschränkt sich auf den medianen Teil der Scheidewand, so daß der untere Nasengang auch medial vom Septum bedeckt wird (cf. Fig. 67).

Bildung der Muscheln.

Für die Bildung des so hoch entwickelten Muschelapparates der Säugetiere wird das Material von zwei verschiedenen Stellen ent-



nommen; es sind also zwei nebeneinander verlaufende Prozesse auseinanderzuhalten, welche beide zu demselben Resultate führen, die Oberfläche der Nasenschleimhaut zu vergrößern und ins Innere vorragende Wülste, die Conchae nasales, zu bilden. Deutlich sind diese Vorgänge z. B. beim Kaninchen zu verfolgen, während sie sich beim Menschen nicht so schematisch aufdrängen. Dies wohl der Grund, daß auf diese Verschiedenheiten in der Muschelbildung noch von keiner Seite aufmerksam gemacht worden ist. Genaueres hierüber siehe Peter 1902*. Ich bespreche daher Kaninchen und Mensch getrennt.

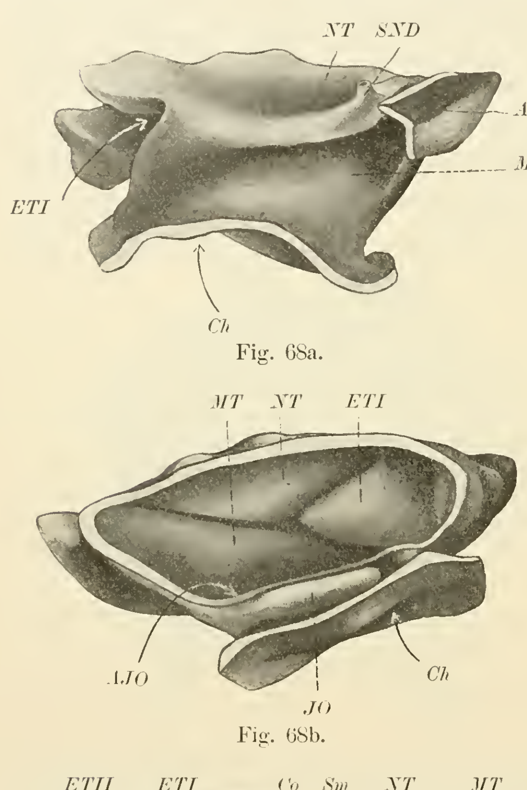


Fig. 68a.

Fig. 68b.

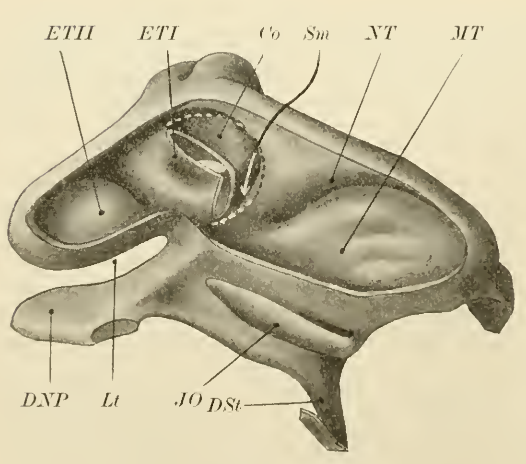


Fig. 68c.

Fig. 68 a—c. Nasenhöhle von Kaninchenembryonen von 13,5 mm Steiß-Scheitellänge (a, b) und 13 mm Kopflänge (c); a von der lateralen Seite, b und c von der medialen nach Wegnahme des oberen Teiles der septalen Wand. a und b nach einem Modell von Dr. Geberg (Kasan). Vergr. a, b 30 : 1, c 15 : 1. In c ist ein Stück des *ETI* weggenommen, sein Kontur durch punktierte Linien angegeben. *Ae* Apertura externa, verklebt. *AJO* Oeffnung von *JO* Jakobson'sches Organ. *Ch* primitive Choane. *Co* Concha obtecta im Recessus posterior superior. *DNP* Ductus naso-pharyngeus. *DSt* Ductus Stenonis. *ET I, II* erstes, zweites Ethmoturbinale. *MT* Maxilloturbinale. *NT* Nasoturbinale. *Lt* Lamina terminalis. *Sm* Sinus maxillaris. *SND* Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse.

Aehnliche Wachstumsprozesse, wie sie bei den Sauropsiden beschrieben wurden, spielen sich im vorderen Teil des Riechsackes des Kaninchens an der lateralen Wand ab. Hier bilden sich 2 übereinander liegende Wülste, konvex ins Lumen hineinragend, ebenfalls durch Umschnürung, d. h. durch Wachstum der zwischen ihnen gelegenen Furchen. Die ventrale Einragung liefert das Maxilloturbinale, die dorsale das Nasoturbinale. Ihre Lage zeigt Fig. 68a deutlich; sie entspricht schon der beim erwachsenen Tiere sich findenden. Die ventrale Muschel ist dicht an der Apertura externa ziemlich scharf vorgebuchtet und läuft, sich verflachend, bis ans hintere Ende des Nasensackes. Die obere dagegen wird erst eine kurze Strecke hinter dem äußeren Eingange kenntlich und schon früher wieder undeutlich. Beide Muscheln begrenzen sich allmählich schärfer; die obere behält ziemlich das embryonale Aussehen, die untere schnürt sich bis auf einen dünnen Stiel vom Mutterboden ab und faltet sich in späten Entwickelungsstadien (s. Fig. 68c) auf ihrer Oberfläche mehrmals ein; so resultieren die verschiedenen komplizierten Formen der Maxilloturbinalia in der Säugetierreihe, welcher ZUCKERKANDL als doppelt oder einfach gewundene, ästige und gefaltete beschreibt.

Der ganze hintere Abschnitt der Nasenhöhle wird in Fig. 68 von einer anderen Einragung eingenommen, welche sich mit ihrer Spitze zwischen Maxillo- und Nasoturbinale einzwängt und deren Entstehung genauer berücksichtigt zu werden verdient. Die Bildung dieser hinteren Muscheln (Ethmoturbinalia) setzt schon lange vor dem Auftreten der seitlichen ein.

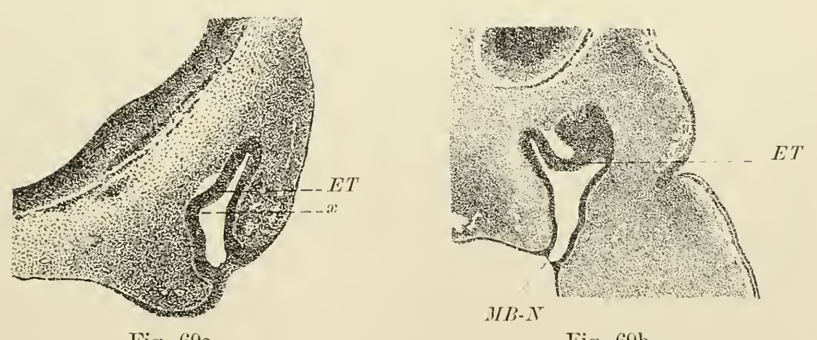


Fig. 69a. Fig. 69b.

Fig. 69a. Schnitt durch den hinteren Blindsack des Geruchsorgans eines Kaninchenembryos von 3,5 mm Kopflänge. Vergr. 50:1. *ET* Ethmoturbinale I. *x* Knickung der medialen Wand.

Fig. 69b. Schnitt durch das orale Ende des Riechorgans eines Kaninchenembryos von 8,5 mm Steiß-Scheitellänge. Vergr. 50:1. *ET* Ethmoturbinale I. *MB-N* Membrana bucco-nasalis.

Bereits bei Kaninchenembryonen von 3,5 mm Kopflänge läßt sich die mediale Wand des hinteren Abschnittes der Riechgrube, welche erst einen kurzen Blindsack formiert, in zwei in einem Winkel abgeknickte Teile zerlegen: einen ventralen, der steiler aufgerichtet ist und im Verlauf nach vorn das JAKOBSON'sche Organ birgt, und einen dorsalen, der schräg lateral ansteigt (s. Fig. 69a). Im weiteren Wachstum stellt sich dieses letztere Stück quer, so daß es ein Dach der

Nasenhöhle bildet (s. Fig. 69b), und sondert sich immer schärfer von seinem Mutterboden ab. Diese Verlagerung der septalen Wand ist Dursy nicht entgangen.

Das Dach wird durch weiteres Vertiefen der begrenzenden Furchen ins Lumen eingebuchtet und scheint in späteren Stadien, da besonders die mediale Spalte auswächst, der lateralen Wand zu entstammen, während es genetisch als ein Teil der septalen aufzufassen ist.

Noch vor dem Durchreißen der Membrana bucco-nasalis hat sich ein derartiges plattes, breites, hinteres Ende des Riechsackes gebildet, welches einen stumpfen Epithelfortsatz nach vorn ins Lumen hineinsendet, zu einer Zeit, zu welcher die laterale Wand, im vorderen Teil erst schwach geknickt, die ersten Spuren von Maxillo- und Nasoturbinale trägt.

Durch weiteres oralwärts gerichtetes Wachstum der beiden Seitenfurchen wird diese hintere Nasenwand tiefer ins Innere vorgestülpt, und so entsteht die erwähnte kegelförmige Einragung (Ethmoturbinale I), welche sich zwischen die hinteren Ausläufer der vorderen Turbinalia einschiebt und vorn spitz ausläuft (s. Fig. 68b).

An der Basis dieses noch glatten Kegels finden sich lateral und medial nach hinten gerichtete Ausstülpungen der Nasenhöhle — die Weiterbildung der Furchen, welche das Ethmoturbinale I abschnürten.

Der mediale Blindsack ist wieder von hinten her abgeplattet und in 2 Buchten geteilt, zwischen welchen eine flache Einragung nach vorn ins Lumen sieht. Dieser Vorsprung, welcher vollständig in gleicher Weise wie das erste Ethmoturbinale entsteht, formiert das Ethmoturbinale II, welches sich schärfer abschnürt (s. Fig. 68c), und dem durch fortgesetztes Auswachsen des medialen Recesses weitere homologe Bildungen folgen können. So werden beim Kaninchen 3 selbständig entstehende Ethmoturbinalia aus der septalen Wand herausgeschnitten, deren erstes sich noch in embryonaler Zeit durch eine Furche unvollkommen in 2 sekundäre Wülste gliedert (s. Fig. 68c). Im Laufe der Entwickelung springen diese Muscheln immer spitzer nach vorn vor, und die zwischen ihnen gelegenen Spalten können sich zu Zellen ausweiten. Die Zahl der Riechwülste wechselt in der Säugetierreihe.

Somit entwickeln sich die Ethmoturbinalia nicht, wie allgemein angenommen wird, gleich Maxillo- und Nasoturbinale aus der lateralen Wand des Riechsackes, sondern aus den hinteren oberen Partien der septalen.

Die laterale, oral gerichtete Ausstülpung wird durch eine Einschnürung in einen dorsalen und ventralen Zipfel gespalten (s. Fig. 68a): der First dieses Blindsackes entspricht, da der ganze Ethmoidalkegel ein Produkt des Septum ist, der Grenze zwischen ursprünglich innerer und äußerer Nasenwand. Auch dieser Teil wächst weiter aus und hebt sich im ganzen schärfer von dem vorderen Abschnitt, welcher Maxillo- und Nasoturbinale trägt, ab, indem er sich nach außen vorschiebt. Der Eingang in diese seitwärts vertieften Räume stellt dann eine halbmondförmige Spalte dar, deren vorderer Rand sich ebenfalls apicalwärts konvex vorbaucht (s. Fig. 68c).

Während sich das Maxilloturbinale nach hinten schärfer abgrenzt, läuft das Nasoturbinale flach auf diese Falte aus und erscheint später

mit ihr als einheitliches Gebilde; dann hat man den dorsalen Teil der Falte als hinteren Abschnitt dieser Muschel bezeichnet und den ventralen Processus uncinatus genannt: beide sind aber vom primären Nasoturbinale genetisch verschieden.

Hinter der Plica semilunaris findet sich die gleich geformte Spalte. In ihrem Grund haben sich der bereits erwähnte dorsale und ventrale Zipfel des Blindsackes weiter ausgebildet. Schon Fig. 68a zeigte die untere Abteilung flacher und enger, und hier entwickelt sich der Sinus maxillaris, der sich, mit dünnem Epithel ausgekleidet, nach hinten und nach vorn ausdehnt. Der obere, rundliche, stumpfe Blindsack findet sich im dorsalen breiten Teil der Spalte, dem Recessus posterior superior, wieder. Die äußere Wand desselben entwickelt durch wiederholte Furchenbildung Blindsäcke und Wülste. Letztere liegen seitlich vom Ethmoturbinale I, von demselben bedeckt, und sind Conchae obtectae benannt worden (s. Fig. 68c). Diese nehmen also ihren Ursprung von den hinteren Partien der seitlichen Nasenwand.

Es rechtfertigt sich somit, die von der seitlichen Wand des Nasensackes entspringenden Muscheln als Conchae laterales von den Produkten der Innenwand, den Conchae mediales, zu trennen. Für letztere mag der eingebürgerte Name Ethmoturbinalia beibehalten werden, man bezeichne dann aber nicht das Nasoturbinale als Ethmoturbinale I, sondern vereinige es mit dem sich in gleicher Weise entwickelnden Maxilloturbinale zu einer Gruppe, die man wieder ihrer Entstehung nach als „vordere seitliche Muscheln“ von den im Recessus posterior superior vorgebuchteten Conchae obtectae, den hinteren seitlichen Muscheln, unterscheiden kann.

Gewöhnlich hat man nur das Maxilloturbinale von den übrigen Muscheln, die man Riechwülste oder Ethmoturbinalia nannte, getrennt; das Nasoturbinale zählte man als 1. Riechwulst und stellte es den übrigen völlig gleich. Doch erkannten schon Schwalbe und Seydel die Sonderstellung dieser Muschel und forderten ihre Abtrennung von den weiter hinten gelegenen Wülsten; diese Ansicht erwies sich durch den Verlauf der Entwickelung als völlig berechtigt. Die früheren Homologisierungsversuche basierten auf dem Verhalten des knorpeligen oder knöchernen Nasenskelettes oder der Ausbreitung des Riechepithels. Doch entwickeln sich die knorpeligen Stützen zu spät, um für die Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln benutzt werden zu können, und auch der Charakter des Epithels giebt keinen Anhalt, denn die Auskleidung aller Conchae bestand ursprünglich in gleich gestaltetem Sinnesepithel, das sich verschiedenartig differenzierte, indem das Maxilloturbinale schon früh einen niedrigen Zellbelag erhielt, während das eigentliche Riechepithel sich auf einen größeren oder kleineren Bezirk zurückzog.

Schönemann, dessen Arbeit nach der Abfassung dieses Kapitels erschien, erkannte richtig, daß das Nasoturbinale nicht als Ethmoturbinale aufzufassen sei, und trennte beide Muscheln scharf. Doch glaubte er, daß sich auf dem hinteren Muschelwulst, meinem Ethmoturbinale I, das er als Basiturbinale bezeichnete, durch Furchen die einzelnen Riechwülste abgliederten, während nur das 1. Ethmoturbinale sich teilt und die übrigen selbständig entstehen. Auch giebt er noch an, daß sein Basiturbinale von der lateralen Wand des Riechorgans herstammte, während es von der medialen seinen Ursprung nimmt.

Beim menschlichen Embryo verläuft die Muschelbildung in ähnlicher Weise wie beim Kaninchen; die Reduktion des Geruchsorgans macht sich aber schon in so früher Embryonalperiode geltend, daß die Verhältnisse nicht in derselben Weise klar zu überblicken sind. Man findet im Prinzip denselben Unterschied in der Anlage der Conchae mediales und laterales.

In frühen Stadien ist allein das Maxilloturbinale angelegt: es nimmt die hinteren $^2/_3$ der Seitenwand ein, und zwar in ihrer ganzen Höhe (s. Fig. 61). Allmählich grenzt es sich schärfer ab (Fig. 70) und wird besonders ventral abgeschnürt (s. Fig. 65); diese Furche bildet den unteren Nasengang. Interessant ist, daß im 4. Monat an dieser Muschel auch eine dorsale Lamelle angelegt wird (Mihalcovics), so daß sie in diesem Stadium an das doppelt gewundene Maxilloturbinale mancher Säuger erinnert.

Eine die gleiche Ausdehnung besitzende dorsale Muschel, ein Nasoturbinale, wird in frühen Stadien nicht sichtbar, im vorderen Drittel des Riechsackes stehen die Wände einander parallel. Erst sehr spät findet sich über der unteren Muschel, vor dem 1. Ethmoturbinale eine entsprechende flache Erhabenheit, die hier Agger nasi genannt wird.

In späteren Stadien tritt an typischer Stelle — im hinteren oberen Winkel der Nasenhöhle — ein Ethmoturbinale I auf (s. Fig. 70), welches nur schwach ins Lumen vorspringt. Da bei jüngeren Embryonen die Seitenwand über dem mit Respirationsepithel bekleideten Maxilloturbinale keinen Platz mehr für eine zweite Muschel (Fig. 61) bot, so nehme ich mit großer Wahrscheinlichkeit an, daß das Material derselben dem septalen Epithel entnommen worden ist. Diese Muschel ist erheblich schwächer ausgebildet als beim Kaninchenembryo gleichen Stadiums. Nochmals sei hervorgehoben, daß sich das Ethmoidale I im Gegensatz zu den beim Kaninchen beschriebenen Verhältnissen später anlegt als das Maxilloturbinale.

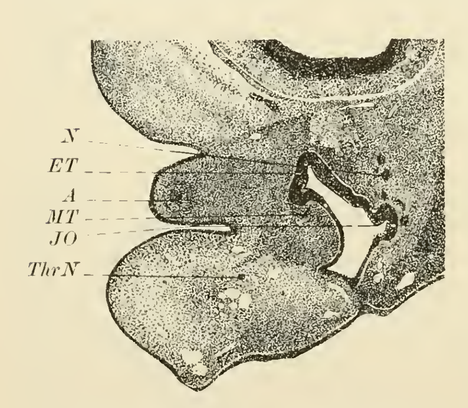


Fig. 70. Schnitt durch die Mitte des Geruchsorgans eines menschlichen Embryos von 15 mm Länge (Fig. 62). Vergr. 22,5 : 1. *A* Auge. *ET* Ethmoturbinale I. *JO* Jakobson'sches Organ. *MT* Maxilloturbinale. *N* Nervus olfactor. *ThrN* Thränennasengang.

Ein Embryo von 30 mm Steiß-Scheitellänge zeigt dieses Ethmoturbinale I, die Concha media, weiter ins Lumen vorgebuchtet und hinter demselben eine zweite Einragung abgetrennt, das Ethmoturbinale II, die Concha superior. Auch hier schreitet die Abgliederung weiter fort, und zwar entstehen die Furchen nach Killian nacheinander, die tieferen früher; Zuckerkandl's Ansicht vom „Einschieben und Zwischenherauswachsen zwischen vorhandenen Muscheln" bestreitet dieser Forscher.

In ähnlicher Weise, wie oben geschildert, legt sich unter dem Ethmoturbinale I eine halbmondförmige Rinne an, deren vorderer Rand (Processus uncinatus) im 3. Monat deutlich wird,

und in welcher Blindsäcke und Muscheln entstehen. Ventral wächst der Sinus maxillaris aus, dorsal der Recessus frontalis, die Muscheln (Nebenmuscheln der ersten Spalte, s. u. S. 67) entsprechen den Conchae obtectae.

Das späte Erscheinen des Nasoturbinale charakterisiert auch einige andere Säugetierembryonen.

Seydel fand bei Echidna schon früh im Bereich der primitiven Nasenhöhle an der Seitenwand den Wulst des Maxilloturbinale, der sich in 2 Teile spaltet; der vordere, ein kleiner Zapfen (s. Fig. 71), bedeckt den Thränenkanal. Erst bei einem Jungen von 12,5 cm Länge fand Parker diese Muschel gefaltet. Ueber dieser legt sich spät das Nasoturbinale an, Seydel's Stadien ließen noch gar nichts von dieser Einragung erkennen. Auch für Manis erwähnt Weber, daß das Nasoturbinale bei einem 9 cm langen Embryo nur erst schwach angedeutet sei.

Fig. 71. Modell der lateralen Nasenwand eines Beuteljungen von Echidna (Std. 47, Semon). Vergr. 20 : 1. Nach Seydel (1899). *AE* Apertura externa. *ET* Ethmoturbinalia. *DNP* Ductus nasopharyngeus. *MT* Maxilloturbinale mit vorderem Wulste *a*. *LT* Lamina terminalis. *UNG* Unterer Nasengang.

Die Ethmoturbinalia entstehen nach Seydel's Figuren beim Ameisenigel ebenfalls durch Abknickung des oberen Teiles der medialen Wand. Ein einfacher Wulst, der sich durch 2 Furchen bald in 3 Muscheln teilen soll, springt von der hinteren seitlichen Wand der Nasenhöhle ins Innere vor. Parker fand bei einem Jungen von 12,5 cm Länge schon 5, bei einem von 25,5 cm 6—7 Riechwülste, die auch schon Zerfall in einzelnen Hervorragungen zeigten.

Genaue Untersuchungen über das Wachstum der Muscheln stellte Schönemann an. Er bestätigte die Born'sche und Legal'sche Ansicht, daß dieselben durch Furchen aus der lateralen Wand herausgeschnitten werden und somit „stehen gebliebene Teile der Nasenwandung“ darstellen, nicht aber, wie allgemein angenommen wird, als Einstülpungen ins Lumen der Nasenhöhle entstehen. Er kam zu dem interessanten Resultat, daß das Epithel bei der Bildung der die Muscheln abschnürenden Furchen nach den Stellen des geringsten Widerstandes der mesodermalen Unterlage wachse, und erteilt damit dem Bindegewebe eine, wie mir scheinen will, allzu wichtige Rolle für das Auswachsen der epithelialen Rinnen, welche ja zum Teil bereits vor Differenzierung des Mesoderms in Erscheinung treten.

Ausbildung des Muschelapparates des menschlichen Embryos.

Die weitere Ausbildung der Nase des Menschen haben Zuckerkandl und Killian genau studiert, und ich folge den Angaben des letzteren Autors mit der Abweichung, daß ich aus oben entwickelten Gründen das Nasoturbinale nicht als Ethmoturbinale I zähle, sondern es von diesen Riechwülsten trenne; Ethmoturbinale II (Killian) entspricht also meinem ET. I.

Killian fand an der Seitenwand der Nase von Föten des 9.—10. Monats 6 Hauptfurchen, welche nach dem Keilbeinwinkel zu konvergieren, — den die beiden letzten erreichen — und in einen absteigenden und einen fast senkrecht zur Siebplatte aufsteigenden Ast zerfallen (siehe Fig. 72). Doch ist diese Teilung der Rinnen deutlich nur an den vorderen ausgeprägt, auch sind selten alle 6 ausgebildet; Zuckerkandl gab ihre Zahl auch nur auf 4 an.

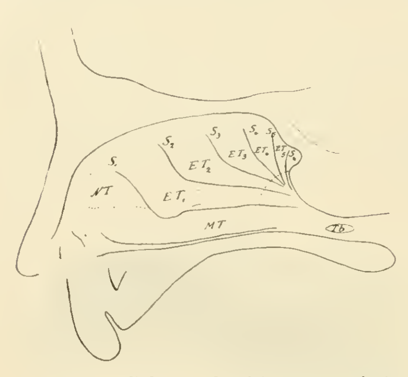


Fig. 72. Schema der Hauptmuscheln und -furchen des menschlichen Foetus. Nach Killian (1896). ET_1—ET_5 1. bis 5. Ethmoturbinale. *MT* Maxilloturbinale. *NT* Nasoturbinale. S_1—S_6 Hauptfurchen. *Tb* pharyngeale Tubenmündung.

Vor diesen Hauptfurchen ragen die 6 Hauptmuscheln hervor, den Rinnen entsprechend, mit Ausnahme der ersten, ebenfalls in ein Crus ascendens und descendens zerfallend, an deren Uebergangsstelle sich bereits in der 14. Woche eine knotenförmige Auftreibung findet. Dieser Lobulus mit Nodulus ist der vorderen Spitze der Ethmoturbinalia der Säugetiere zu vergleichen. Auch hier sind diese Einzelheiten nach hinten zu verwischt. Der erste dieser Wülste ist der Agger nasi und Processus uncinatus, die folgenden die Ethmoturbinalia I—V des menschlichen Embryos.

Killian und vor ihm Andere glaubten auch das Nasoturbinale in das Schema der Riechmuschel einzwängen zu müssen und suchten daher nach einem Crus descendens desselben, den sie im Processus uncinatus gefunden zu haben meinten. Nach obiger Darstellung der Muschelentwickelung ist diese Forderung ebenso unberechtigt, wie sie für das Maxilloturbinale wäre.

Neben diesen Hauptmuscheln fand Killian noch Nebenmuscheln in den Hauptfurchen, wie umgekehrt auf den Wülsten auch Nebenfurchen sichtbar werden können.

Für das Verständnis der weiteren Prozesse ist daran zu erinnern, daß die Hauptausstülpungen der Nasenhöhle bereits vor Bildung des Knorpels entstehen, und daß das Skelett sich erst sekundär um dieselben differenziert. Der Ausgangspunkt für den Sinus maxillaris liegt auch hier im unteren (hinteren) Teil der halbmondförmigen Spalte — die Rinne zwischen Processus uncinatus und der Bulla ethmoidalis, einer Concha obtecta, heißt Infundibulum —, von deren dorsalem Teil aus sich die Stirnhöhle entwickelt. Der Sinus sphenoidalis ist nichts weiter als das hintere, von Knorpel umschlossene Stück der Nasenhöhle selbst. Im Laufe der Entwickelung weiten sich diese bereits vorhandenen Räume aus, im ganzen oder nur in einzelnen Abschnitten, neue stülpen sich aus, das Relief verändert sich durch Resorptionsvorgänge und Synechieen.

Ob wirkliche Verwachsungen stattfinden, wie Killian annimmt, oder ob bei der allgemeinen Größenzunahme Ausgleichungen von Furchen und Ausweitungen eng mündender Buchten solche Verklebungen nur

vortäuschen, ist vorderhand nicht zu entscheiden. Ich möchte eher nach SCHÖNEMANN's Ausführungen letzteres vermuten; da das Resultat das gleiche ist, so verwende ich dennoch KILLIAN's Bezeichnungen, welche die Wachstumsprozesse einfacher darstellen lassen.

Solche Veränderungen gehen in beiden Aesten der Furchen vor sich (s. Fig. 73a, b).

Die aufsteigenden Schenkel beginnen zu verkleben, die hinteren 3 in ganzer Ausdehnung, die vorderen 3 nur oberflächlich, indem der Vorderrand der hinteren Muschel mit der Oberfläche der unteren verwächst. So bilden sich unter diesen Verwachsungen Buchten aus (Recessus ascendentes I—III), welche Teile des Siebbeinlabyrinthes entstehen lassen: die 3. Furche giebt den Ursprung einer selten vorkommenden Siebbeinzelle, die 2. einer hinteren Cellula ethmoidalis, die erste dem Recessus frontalis.

Auch die Rami descendentes IV—VI bleiben seicht und obliteriren völlig, während sich an den 3 vorderen Synechieen ausbilden, welche aber nicht vom freien Rande der Muscheln ausgehen, sondern beiderseits von der Fläche, so daß diese Wülste erhalten bleiben. Die aufsteigenden Schenkel der Muscheln gehen also beinahe völlig zu Grunde, und die bleibenden Conchae repräsentieren fast ausschließlich crura descendentia der ursprünglichen Hauptmuscheln.

Hauptsächlich betrifft diese oberflächliche mit Zellenbildung verbundene Verklebung die in den beiden ersten Furchen gelegenen Nebenmuscheln. Die 3. Furche läßt oft eine Zelle entstehen, welche sich meist mit der des aufsteigenden Astes vereinigt. Die zweite giebt 2 Cellulae Entstehung, einer oberen und unteren, welche durch eine Nebenmuschel geschieden werden. Die erste, welche schon im 2. Monat sichtbar wird, trägt ebenfalls Nebenmuscheln, welche ihrer Lage nach als Conchae obtectae bezeichnet werden müssen, von denen 2 zur Bildung der Bulla ethmoidalis verbraucht werden; ein Recessus superior läßt obere Siebbeinzellen hervorgehen, ein Recessus inferior untere Zellen des Thränenbeins.

Das Antrum maxillare entwickelt sich um die Mitte des 3. Monats aus dem Recessus inferior der 1. Furche und wächst langsam weiter, sein Eingang bleibt dabei eng (im 4. Monat beträgt seine Tiefe 0,5 mm, im 9.—10. 5 mm). Es buchtet die Knorpelwand vor, usuriert sie und gelangt so in den Bereich des knöchernen Oberkiefers.

Der Recessus frontalis, dem oberen Teil der Pars ascendens der 1. Hauptfurche entsprechend (= Recessus post. sup. des Kaninchenembryos), enthält 3 Nebenmuscheln (Conchae frontales) und vordere Siebbeinzellen. Der Sinus frontalis entwickelt sich durch Ausweitung entweder des ganzen Recessus oder nur einer Zelle, kann also doppelten Ursprung nehmen. Auch er tritt erst sekundär mit Knochen in Verbindung, indem er sehr langsam wächst, so daß er zur Pubertät erst eine erbsengroße Grube in dem Os frontale bildet.

Endlich ist, wie schon erwähnt, die Keilbeinhöhle nichts weiter als das hinterste abgeschnürte Stück der Hauptnasenhöhle selbst, welches auch die hinterste Muschel aufnehmen kann. Es gelangt durch Ausweitung in die Conchae Bertini und so ins Keilbein.

Die mit Schleimhaut bedeckten Muscheln erhalten Knorpelstützen; sie lassen nach weiterer Abschnürung eine Lamina basilaris, welche durch die Siebbeinzellen infolge der Synechieen verdeckt ist, und eine Lamina recurvata unterscheiden. Beide Teile enthalten eine pars ascendens und descendens, von denen die erstere sich an der Siebplatte anheftet. Doch sind auch diese einzelnen Abschnitte nur an den vorderen Muscheln ausgeprägt. Die beim Erwachsenen auftretenden Muscheln verteilen sich (nach Killian) auf die des Embryos in folgender Weise:
Concha inferior = Maxilloturbinale; Agger nasi = Nasoturbinale,
Concha media = Ethmoturbinale I, pars desc. + kleiner Teil p. asc.,
Concha superior = Ethmoturb. II oder II—IV partes desc.,
Concha suprema = Ethmoturb. III+IV partes desc.,
Meatus narium superior = Ramus descendens sulci II,
Meatus narium supremus = Ramus desc. sulci III.

Ueber die komplizierten Verwachsungs- und Ausweitungsprozesse geben nachstehende Schemata genügenden Aufschluß. Das schematische Bild wird durch unregelmäßiges Wachstum einzelner Siebbeinzellen, Bildung sekundärer Septa etc. kompliziert. Die Nebenräume lassen sich tabellarisch nach Killian in folgender Weise einteilen, wobei zu bemerken ist, daß als Nebenräume I. Ordnung solche bezeichnet

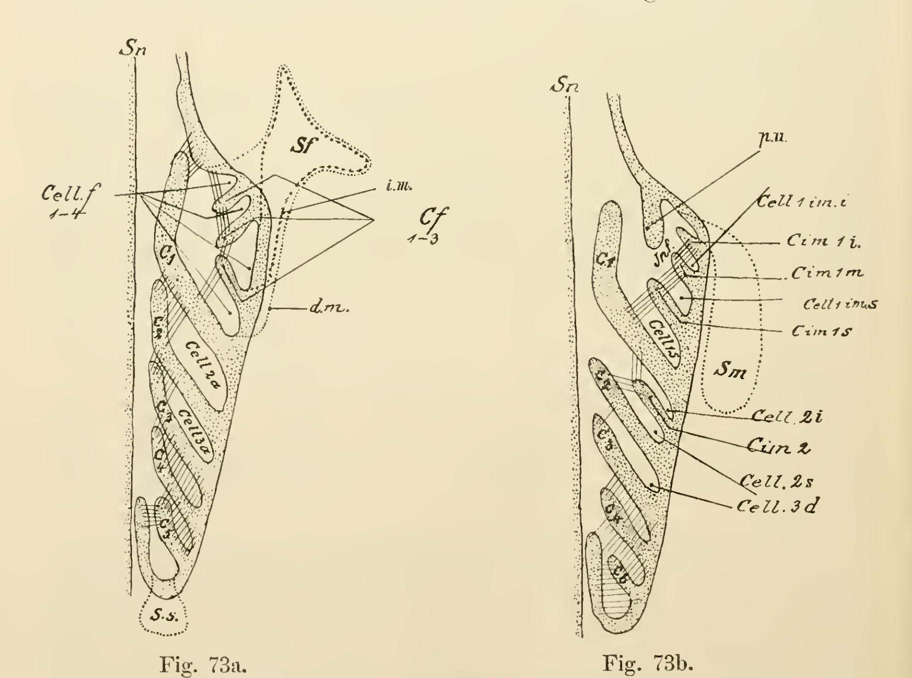


Fig. 73. Schematische Horizontalschnitte durch eine rechte menschliche Nasenhälfte von ursprünglichem Bau, a obere, b untere Etage. Nach Killian (1896) mit zum Teil veränderten Bezeichnungen. C_1—C_5 Hauptmuscheln (Ethmoturbinalia), unter und zwischen ihnen die Hauptfurchen mit aufsteigenden (in a) und absteigenden (in b) Aesten, und mit Nebenmuscheln (*Cim*) resp. Frontalmuscheln (*Cf*). — *Inf* Infundibulum. *pu* Processus uncinatus. *Sf* Sinus frontalis, direkt (*dm*) oder indirekt (*im*) gebildet. *Sm* Sinus maxillaris. *Ss* Sinus sphenoidalis. *Sn* Septum nasale. — Die Striche bedeuten Killian's Verwachsungsstellen, wodurch die Zellen gebildet werden, s. Tabelle.

werden, welche zwischen 2 Hauptmuscheln liegen, als Nebenräume II. Ordnung solche, welche zwischen einer Haupt- und einer Nebenmuschel liegen, während die Zellen III. Ordnung von 2 Nebenmuscheln begrenzt werden.

Etage	Erste Hauptfurche			Zweite Hauptfurche		Dritte Hauptfurche	
	I. Ordnung	II. Ordnung	III. Ordn.	I. Ordnung	II. Ordnung	I. Ordnung	
obere	Stirnbucht mit Stirnhöhle (wenn direkt gebildet)	erste und vierte Stirnzelle (*cell.* f_1, *cell.* f_4) — mit Stirnhöhle (wenn indirekt gebildet)	zweite und dritte Stirnzelle (*cell.* f_2 *u.* f_3) — mit Stirnhöhle (wenn indirekt gebildet)	aufsteigende Zelle (*cell. 2a*)	—	aufsteigende Zelle (*cell. 3a*)	meist zu einer vereinigt
untere	—	obere Zelle (*cell. 1s*) Recessus inf. mit Kieferhöhle	obere und untere Zwischenzelle (*cell. 1 im. s. u. i.*)	—	obere Zelle und untere (*cell. 2s u. 2i*)	absteigende Zelle (*cell. 3d*)	meist zu einer vereinigt

Septale Falten.

Außer diesen an der Seitenwand der Nasenhöhle auftretenden Muschelbildungen fand Killian auch am Septum im Bereich des Vomer Schleimhautfalten, welche beim Menschen im 4. Monat des Embryonallebens sichtbar werden, bis zum 8. sich entwickeln und bereits im 9. oder 10. Monat Rückbildungserscheinungen aufweisen. Später schwinden sie, können aber durch Hypertrophie zu Geschwülsten Anlaß geben.

Killian bringt sie in Beziehung zur Durchwärmung der Atmungsluft, welche sich mit der Verkürzung des Nasenrohrs beim Menschen nötig machte; als später mit der Ablenkung des Luftstroms in den mittleren Nasengang die Luft anderweitig vorgewärmt wurde, wurde die Rolle der Falten überflüssig, so daß sie atrophierten.

Uebrigens sind diese Gebilde bereits von Ruysch gesehen und in seinem Thesaurus anatomicus am Septum eines Kindes gut wiedergegeben worden. Er bemerkt dazu: In posteriore et inferiore parte dicti septi quini sexve visuntur sulci obliqui, de quorum usu altum silentium apud auctores, attamen frustraneos esse haud existimandum. Ob diese Falten mit den septalen Wülsten, wie sie z. B. bei Echidna und Dasypus villosus gefunden worden sind, etwas zu thun haben, ist zur Zeit nicht bekannt.

Entwickelung des Jakobson'schen Organs.

Auch bei den Säugern entwickelt sich früh ein Jakobson'sches Organ, welches wegen seiner Lagebeziehungen im ausgebildeten Zustande Organon vomero-nasale genannt wurde; da es aber lange vor der Anlage der Skelettteile entsteht, ist dieser Name genetisch kaum zu rechtfertigen. Beim Menschen hat es Ruysch in der oben erwähnten Abbildung bereits richtig gezeichnet, auch Sömmering ist es nicht entgangen; doch hat Jakobson dasselbe unabhängig von jenen bei Tieren beschrieben — wir besitzen nur Cuvier's Report über diese Untersuchungen —, und nach ihm wurde es benannt. Dursy erkannte es in seiner Bedeutung beim menschlichen Embryo.

Das JAKOBSON'sche Organ legt sich bei Säugern bald als Rinne an, wie bei den Reptilien (dies fand schon GARNAULT), bald als lokalisiertere Einbuchtung in Form einer Grube. Ersteres ist beim Menschen der Fall, letzteres beim Kaninchen.

Beim Kaninchen tritt die Grube am unteren Teil der mittleren Nasenwand im Bereich des Sinnesepithels etwa in der Mitte der Länge der Nasenrinne auf, während diese caudal erst einen kleinen Blindsack aufweist (am 11. Tage, Kopflänge 2,86 mm; s. Fig. 74). Die Delle läuft apical flach aus und ist nach hinten zu scharf und tief begrenzt. Wie bei der Eidechse verlängert sich diese Grube apical zur Rinne, welche fast bis ans vordere Ende des Riechorgans reicht.

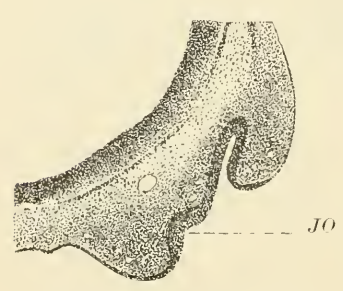


Fig. 74. Schnitt durch die Riechgrube eines Kaninchenembryos von 3,4 mm Kopflänge. Vergr. 50 : 1. *JO* JAKOBSON-sches Organ.

Auch bei menschlichen Embryonen ist die Anlage des JAKOBSON-schen Organs früh an völlig gleicher Stelle zu entdecken; in Fig. 60 sehen wir an der Innenwand des Nasensackes eine Furche, welche man bereits als Andeutung des Nebenorgans ansehen muß. Später (Fig. 70) zeigt dies ebenfalls eine scharfe hintere Abgrenzung, nach vorn verliert sich das hohe Sinnesepithel ohne deutliche Grenze in der spitzer gewordenen septalen Rinne. Zu beachten ist die relative Größe der Einsenkung; sie umfaßt einen nicht unbeträchtlichen Teil des Sinnesepithels, nimmt aber an Ausdehnung absolut kaum zu, so daß sie bald unauffälliger wird (s. schon Fig. 70, für später Fig. 65).

Während der weiteren Entwickelung vertieft sich die Rinne nach hinten immer mehr und schließt sich von hinten nach vorn zu, so daß das Organ einen oral blind geschlossenen Sack vorstellt, dessen Eingang sich stetig verengt. Anfangs von der äußeren Nasenöffnung gut zu erkennen, wird es mit der Verengerung derselben ins Innere des Nasensackes gezogen. Beim Kaninchen von 13,5 mm Steißscheitellänge (s. Fig. 68b) bildet es einen langen Schlauch, welcher frei in dem schon stark verschmälerten Septum liegt und an seinem Vorderende durch eine feine Oeffnung mit dem Hauptlumen kommuniziert. Es erhält eine knorpelige Umwandung, die allerdings ihre Beziehung zum Sinnesorgan aufgeben und sich von demselben entfernen kann, wie z. B. beim Mensch (JAKOBSON'sche Knorpel, Cartilagines basales septi, paraseptales; siehe Fig. 65).

Die Mündung des JAKOBSON'schen Organs findet sich bei Nagern und beim Menschen am freibleibenden Teil des Septum, bei ersteren am Boden vor den STENSON'schen Gängen, bei letzterem weiter nach oben liegend. Bei den anderen daraufhin untersuchten Säugetierfamilien (Monotremen, Marsupialier, Manis, Erinaceus, Carnivoren, Ruminantier) senkt sich der vordere den Eingang tragende Teil der Nasenscheidewand tiefer zwischen die vorderen Enden der Processus palatini und wird mit in die Verschmelzung einbezogen. So gelangt das Organ mit seiner Oeffnung in den Nasengaumengang und wird bei der Obliteration des-

selben ebenfalls zeitweise verschlossen, bis es sich später in die Mundhöhle wieder öffnet.

Die Auskleidung des JAKOBSON'schen Organs behält nicht überall den ursprünglichen Charakter des Sinnesepithels; der Eingang, das hintere blinde Ende und die laterale Wand tragen später Cylinderepithel, während die mediale Wand hohes Riechepithel deckt. Der Querschnitt nimmt daher auch eine ovale Gestalt an, indem der Höhendurchmesser die Breite übertrifft; nur beim Maulwurf bleibt er nach MIHALCOVICS rundlich, infolge des ringsum gleichmäßig hohen Epithelbelages. Drüsen wuchern später aus dem oberen und unteren Winkel des längsovalen Rohres, sparsamer auch aus der lateralen Wand heraus.

Gefunden wurde ein JAKOBSON'sches Organ bei Embryonen aller daraufhin untersuchten Säuger mit Ausnahme von Vespertilio und Vesperugo; daß DUVAL und GARNAULT bei der letzteren Chiropterengattung einen Drüsengang als JAKOBSON'sches Organ bezeichnet haben, bewies GROSSER, der das Organ bei Rhinolophus (7,25 mm Steiß-Scheitellänge) gut ausgebildet fand.

Genau hat uns SEYDEL die Entwickelung des JAKOBSON'schen Organs bei Echidna beschrieben. Es entsteht hier aus einer Grube (s. Fig. 75), welche aus dem Bereich des primitiven Gaumens in den vorderen Teil der primitiven Choane gelangt (s. Fig. 68) und so in den STENSON'schen Kanal rückt. Ein vorderer Abschnitt, indifferentes Epithel tragend, gliedert sich bald vom blinden hinteren Ende ab, das an seiner medialen Seite mit Riechepithel ausgekleidet ist. In den Blindsack mündet eine Drüse, welche als erste von allen Nasendrüsen erscheint. Die laterale Wand sinkt ins Lumen ein, noch mehr beim Schnabeltier, bei welchem der Querschnitt dadurch halbmondförmig gestaltet wird. Im Gegensatz zum Ameisenigel, bei welchem die Oeffnung des JAKOBSON'schen Organs an seinem vorderen Ende liegt, zeigt Ornithorhynchus an demselben einen kurzen, mit indifferentem Epithel bekleideten vorderen Blindsack. Ebenso fand RÖSE bei einem Wombat-Embryo die Mündung des JAKOBSON'schen Organs in den Ductus Stenonianus nicht am vorderen Ende, während ein Beuteljunges vom Känguruh (12,7 cm lang) in dieser Beziehung sich an Echidna und die übrigen Säuger anschloß (SYMINGTON).

Das endliche Schicksal dieses interessanten Gebildes ist sehr verschieden; bald stellt es auch beim Erwachsenen ein wichtiges Sinnesorgan dar, bald wird es rudimentär oder geht ganz zu Grunde.

Fig. 75. Schrägschnitt durch die Riechgrube eines Echidna-Embryos (Std. 41, SEMON). Nach SEYDEL (1899). *JO* JAKOBSON'sches Organ.

Sehr stark bildet sich das Organ zurück bei Rhinolophus und beim Menschen. Beim 6-monatlichen Foetus fand KÖLLIKER (1877) einen höchstens 1 mm langen Gang mit längsovalem Querschnitt; doch konnte MERKEL noch beim Erwachsenen alle histologischen Eigentümlichkeiten feststellen: größere Dicke des Epithels der medianen Seite, Drüsenausstülpungen an der oberen und unteren Kante; indeß verödet das kleine Organ häufig infolge der zahlreichen Katarrhe der Nasenschleimhaut.

Gegenbaur hielt diesen Kanal für ein Homologon der septalen Nasendrüse, wie er sie bei Stenops antraf. Doch läßt sich an der Hand der Entwickelung verfolgen, daß der Gang sich in völlig gleicher Weise anlegt wie das Jakobson'sche Organ der übrigen Säuger, als ein früh sichtbares Divertikel der medianen Wand der mit Sinnesepithel ausgekleideten Riechgrube. Somit liegt kein Grund vor, die Kölliker'sche Deutung als Jakobson'sches Organ zu verwerfen und für den Menschen den historisch alleidings berechtigten Namen „Ruysch'scher Gang" einzuführen (Herzfeld). Das Gebilde wird stark rudimentär, wie denn auch die anfangs zu ihm hinlaufenden Fasern des Olfactorius bereits im 4.—5. Monat nicht mehr nachweisbar sind (Kölliker).

Nach dieser Schilderung der Entwickelungsvorgänge an den Choanen und im Innern der Nasenhöhle erübrigt es noch, wenige Worte über die Veränderungen, die an den äußeren Nasenöffnungen vor sich gehen, hinzuzufügen.

Narinen.

An der vorderen Mündung des Nasensackes schreitet die Einbeziehung von äußerem Epithel schnell vor, so daß ein Vorraum, ein Vestibulum, gebildet wird. Doch ist die Ausdehnung desselben schon bei Embryonen kaum festzustellen, da die Grenze gegen das umgebildete Sinnesepithel nicht scharf zu ziehen ist.

Auch bei Säugern werden die Narinen verschlossen, und zwar hier durch eine mächtige Wucherung des Epithels. An dieser Proliferation nimmt wenigstens im Anfang beim Menschen nur die mediale Wand teil, während beim Kaninchen beide Seiten in gleicher Weise in Anspruch genommen werden. Besonders auffällig sind diese Zellmassen am vorderen Ende des Nasenvorhofs, doch greift die Verklebung weiter bis zum Vorderende des Nasoturbinale.

Nasendrüsen.

Während überall zum Feuchthalten der Schleimhaut sich kleine Bowman'sche Drüsen ausstülpen, finden sich größere drüsige Bildungen nur in Gestalt der seitlichen und septalen Nasendrüse.

Die seitliche Nasendrüse wurde von Steno entdeckt (daher auch Steno'sche Drüse genannt), von Jakobson genauer beschrieben und von Kangro und Schwink in ihrer Entwickelung studiert.

Sie legt sich zu verschiedenen Zeiten an, bald bereits vor vollständiger Ausbildung des Chondrocraniums (Reh, Kaninchen), bald erst nach Auftreten der ersten Verknöcherungen (Rind), und zwar am vordersten Ausläufer des Nasoturbinale, am Beginn des mittleren Nasenganges, noch im Bereiche des Sinnesepithels (s. Fig. 68a). Kangro's Angabe von der Ausstülpung im oberen Nasengang beim Elen bedarf der Bestätigung. Als erste Andeutung zeigt sich eine offene Einstülpung, welche stets lumenhaltig in der Schleimhaut zwischen Epithel und Knorpelkapsel weiterwuchert, erst nach hinten, dann seitlich absteigend. Der Gang, der verschiedene Erweiterungen zeigt, gelangt endlich in die untere Muschel und läßt erst an seinem Grund, dann auch in seinem Verlauf Acini entsprossen, welche in die Schleimhaut der Highmorshöhle eindringen.

Die Drüse verhält sich ziemlich gleichmäßig bei den untersuchten Arten (Manis, Schaf, Schwein, Reh, Hirsch, Elen, Pferd, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, Hund, Katze, Igel, Fledermaus). Beim Menschen wurde sie trotz JAKOBSON's gegenteiliger Angabe nicht gefunden, auch ich konnte keine Andeutung derselben bei den zur Verfügung stehenden Embryonen entdecken. Während sie bei der Katze hoch entwickelt ist, bildet sich die erst spät auftretende Anlage beim Rind bald wieder zurück. Beim Pferd wandert der etwas weiter choanenwärts mündende Ausführungsgang mit der Bildung der mittleren Muschel auf deren Unterseite ein und verläuft eine Strecke weit in derselben, auch dort Acini bildend.

Einer Homologisierung dieser Drüse mit der seitlichen Nasendrüse der Sauropsiden, wie sie KANGRO und SCHWINK annahmen, steht im Wege, daß sie im Bereich des Sinnesepithels entsteht, während die Ausstülpung bei Reptilien aus der eingestülpten Vorhöhle stattfindet, — sie ist daher wohl als eine neue Erwerbung anzusehen.

Die Entwickelung der septalen Nasendrüse, welche bei Stenops, Nagern und Chiropteren gefunden ist, setzt nach GROSSER bei Vespertilio erst viel später ein als die der anderen Nasendrüsen; SCHWINK zeichnet sie bei Embryonen der Maus von 8 mm Kopflänge und des Kaninchens von 68 mm Körperlänge.

Die kleinen Nasendrüsen entstehen später als die STENO'sche (eine Ausnahme macht das Kaninchen) als solide Zapfen, die der Nebenhöhlen indes ebenfalls als lumenhaltige Ausstülpungen.

Aeußere Nase.

Von einer äußeren Nase, d. h. einem eigenen Gesichtsvorsprung, welcher die Narinen aufnimmt, kann man erst bei den Säugetieren sprechen. Auch hier sind nur wenige Klassen in dem Besitz entweder eines Rüssels (an dessen Vorderende die Naslöcher liegen) oder einer echten äußeren Nase, bei welcher die Nasenlöcher abwärts gerichtet sind (Mensch, Nasenaffe). Speciell interessiert die Entwickelung der Nase des Menschen.

Das erste Modell (Embryo von 9 mm Kopflänge; s. Fig. 60) läßt noch gar nichts von einer äußeren Nase erkennen, die noch weit voneinander getrennten Nasenrinnen treten noch nicht aus dem Gesicht heraus. Erst in der Mitte des 2. Monats (MIHALCOVICS) tritt mit der Bildung der Oberlippe — durch Verwachsung der unterhalb der Pars infranasalis zusammentretenden Processus globulares mit den Oberkieferfortsätzen — eine Erhebung des Gesichtsteils auf, welcher die stark verengten Nasenlöcher trägt. Eine Nasenkante (HIS) wird über den Narinen kenntlich, und die letzteren rücken mit der Verschmälerung des Septum relativ und auch absolut einander näher, so die Bildung eines beide Aperturae externae umfassenden Gebildes erleichternd. (Nach HIS beträgt die Breite der Nasenscheidewand in der 5. Woche 1,7, in der 7. 1,2 mm, in der 9.—10. Woche 0,8 mm.)

Das ganze Gebiet der Nase grenzt sich jetzt schärfer gegen die Umgebung ab (s. Fig. 62): die Nasenlöcher, von den beiden Nasenfortsätzen, welche lippenwärts verschmolzen sind, umrahmt, stehen auf einer Erhabenheit, welche sattelförmig von der Stirngegend ab-

gesetzt ist. Doch sehen die Narinen noch nach vorn; die über ihnen gelegene, von der Area triangularis gelieferte Nasenspitze ist stumpf und ragt wenig hervor, und damit ist der über diesen gelegene, den Nasenrücken und die Nasenflügel tragende Teil sehr niedrig und kurz.

Allmählich wird das stumpfe Organ, welches durch Annäherung der noch sehr weiten Nasenlöcher, die durch den Nasensteg geschieden werden, an Einheitlichkeit gewinnt, länger und spitzer; der gegen den Nasensattel abfallende Rücken verlängert sich, und damit werden die Nasenlöcher aus ihrer frontalen Stellung allmählich nach unten gedrängt, sie kommen schon im 7.—8. Monat der Horizontalen nahe und bleiben in derselben Lage bis zur Geburt. So entsteht die kurze, breite, stumpfe Nase des Neugeborenen, welche erst langsam hauptsächlich mit der Höhenzunahme des Gesichts an Länge gewinnt und ihre individuell charakteristische Gestalt annimmt. Ihre Flügel hat der laterale Stirnfortsatz geliefert, den Steg die Area infranasalis, den Rücken der oberste Teil des mittleren Stirnfortsatzes, die Area triangularis.

In ähnlicher Weise zeigen nach WIEDERSHEIM Föten der Nasenaffen eine Stumpfnase, die erst im Alter das gewaltige herabhängende Organ hervorgehen läßt.

Die Veränderungen der Nasenhöhle nach der Geburt.

Wie DISSE nachwies, verändern sich post partum die Größenverhältnisse der einzelnen Teile der menschlichen Nase nicht unbeträchtlich. Mit der Höhenzunahme des Gesichts bilden sich besonders die unteren Partieen aus; der untere Nasengang, welcher bei Säuglingen durch die tief herabreichende untere Muschel verlegt wird, gewinnt an Ausdehnung und wird vom 3. Jahre an wegsam, bleibt aber bis zum 7. sehr eng. Die Nasenhöhle wächst auch im ganzen nach unten, so daß die bei Embryonen unter dem Gaumen gelegene pharyngeale Tubenöffnung bei Neugeborenen bereits ins Niveau desselben gelangt und im 2. Jahr an der hinteren Spitze der unteren Muschel liegt.

Entwickelung der Nase der Cetaceen.

Anhangsweise sei noch des Entwickelungsganges des so eigenartig umgebildeten Riechorgans der Wassersäugetiere gedacht, über den KÜKENTHAL interessante Ergebnisse mitteilt. Leider fehlen bis jetzt noch frühe Stadien, welche geeignet wären, alle die verschiedenen Ausbuchtungen der Walnase einwandsfrei zu deuten.

Immerhin gelang KÜKENTHAL der Nachweis, daß die Embryonen sich mehr dem allgemeinen Säugercharakter nähern als die erwachsenen Tiere. So fand er die Nasenlöcher bei einem 25 mm langen Embryo von Phocaena communis noch relativ nahe am Mundrande liegen und konnte verfolgen, daß diese sehr schnell nach hinten verschoben werden, um bald ihre definitive Lage am Scheitel des Kopfes einzunehmen. Mit dieser Entfernung vom Lippenrande hängt zusammen, daß die STENSON'schen Gänge nur am vorderen Teil des Gaumens in Rudimenten erhalten bleiben; die ganze übrige Strecke obliteriert. Auch waren die Narinen beim Delphin erst eine kurze Strecke mitein-

ander verwachsen und hatten noch nicht die gemeinsame lange Vorhöhle der Zahnwale gebildet.

Deutlich ließ sich auch ein Riechnerv nachweisen, der bei Zahnwalen (außer Hyperoodon) atrophiert und bei Embryonen in eine Regio olfactoria verlief, welche bei Erwachsenen nur einen kleinen Teil der allein dem Respirationsgeschäft dienenden Nase bildet. Eine ganze Reihe von Ausstülpungen, wie sie sich in dem Riechorgan der Zahnwale finden, zeigten junge Embryonen nur in Rudimenten; sie lassen sich außer der „vorderen oberen Nebenhöhle", welche zwischen den ursprünglichen Riechmuscheln liegt und wohl als Homologon eines Sinus oder einer Zelle anzusehen ist, nicht mit Bildungen in der Nase anderer Säugetiere vergleichen und stellen somit wohl späte Erwerbungen dar.

Rückblick: Homologieen.

Die Mannigfaltigkeit im Bau des Riechorgans der verschiedenen Wirbeltierklassen spiegelt sich in seiner Entwickelung wieder, die sehr verschiedene Wege einschlägt. Es fragt sich nun, wie weit die Kenntnis des Bildungsganges zu einer Homologisierung der einzelnen Teile der Nase in den verschiedenen Familien berechtigt.

Daß Riechfeld und Riechgrube stets gleichzustellen sind, unterliegt wohl keinem Zweifel.

Nasenfortsätze.

Fassen wir den Begriff „Nasenfortsätze" in dem engen Sinne, wie es p. 35 vorgeschlagen wurde, also als Aufwulstungen der äußeren Haut zu beiden Seiten der Nasenrinne, so treffen wir bei allen Gnathostomen mit Ausnahme der Amphibien auf solche Bildungen, die wir, da sie an gleicher Stelle am Riechorgan entstehen, als völlig homolog ansehen können. Im einzelnen ist allerdings ihre endgiltige Gestalt verschieden; nur bei Selachiern bleiben sie getrennt, bei allen anderen verwachsen sie; bei den Fischen liegen sie weiter vom Lippenrande, bei Amnioten tritt zu ihnen der Oberkieferfortsatz heran und bringt sie teilweise mit in Beziehung zur Lippenbildung (Proc. globularis). Somit bildet sich die Oberlippe an sehr verschiedenen Stellen: teils unterhalb, teils innerhalb der Nasenfortsätze (His, Keibel).

Choanen.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob die hinteren Nasenöffnungen der amphirhinen Wirbeltiere homologe Bildungen darstellen.

Die Entstehung der Choanen der Reptilien gleicht so sehr derjenigen der Teleostier, daß man dieselben wohl als gleichwertig betrachten kann, obleich die vordere, von Anfang an dem Mundrande näher liegende Oeffnung der Fischnase den Einführungsgang darstellt, also physiologisch der Apertura externa der übrigen Wirbeltiere entspricht. Dies hat seine Ursache in der dorsalen Lage des Organs, welche auch eine Beteiligung an der Lippenbildung ausschließt.

Dagegen wurde gezeigt, daß die Choane der Urodelen und Anuren in den Vorderdarm, also ins Entoderm durchbricht. Der völlig abweichende Bildungsgang der Amphibiennase, welcher wohl

mit dem Larvenleben und der Metamorphose zusammenhängt, hat die bei erwachsenen Tieren den gleichbenamsten Teilen der Amnioten so ähnlich sehenden hinteren Nasenöffnungen auf einem so differenten Wege entstehen lassen, daß an eine Homologisierung von Choanen und Gaumen mit den entsprechenden Bildungen der übrigen Amphirhinen nicht gedacht werden darf, bis Zwischenstadien uns den Schlüssel zum Verständnis dieser eigenartigen Abweichungen geben. Die abseits stehenden Gymnophionen können uns darüber keine Aufklärung verschaffen.

Dagegen kann man innerhalb der Amnioten die inneren Nasenöffnungen (primitiven Choanen) als homolog betrachten, wenn auch die Säuger eine etwas eigenartige Entstehung derselben aufweisen.

Eine sichere Entscheidung gewährt die Entwickelungsgeschichte in der

Muschelfrage.

Schon Mihalcovics hat hervorgehoben, daß man bei einem Homologisierungsversuch der Nasenmuscheln von der frühesten Entwickelung dieser Wülste ausgehen muß und nicht die viel später entstehenden knorpeligen oder knöchernen Stützen derselben vergleichen darf. So ist die Gegenbaur'sche Definition (Jen. Ztschr. VII, 1873), eine Muschel sei „eine von der Wand her einspringende, selbständige, von einer einfachen Fortsetzung des Skeletts der Wand gestützte Einragung" genetisch nicht begründet. Doch traf auch Mihalcovics nicht das Rechte, da er die Muschel der Saurier dem „Riechhügel" der Vögel und der Siebbeinmuschel der Säuger gleichstellte. Von den Anamiern kämen hier höchstens die Amphibien in Betracht, deren zwischen den Blindsäcken liegende skelettgestützte Einragung man als Muschel bezeichnet hat; eine Homologie derselben mit einem Turbinale der Amnioten dürfte bei der eigenartigen Genese der Amphibiennase kaum durchzuführen sein.

Bei der Beurteilung des morphologischen Wertes der Muscheln ist zu beachten:

1) ob dieselben im Bereich des ursprünglichen Sinnesepithels oder des zum Vorhof eingestülpten äußeren Epithels liegen. Letzteres ist der Fall bei der vorderen, der Vorhofsmuschel der Vögel, welche somit eine eigene Bildung ist. Ersteres betrifft alle übrigen Einragungen; ob sie später von echtem Riechepithel bedeckt sind oder nicht, spielt keine Rolle, da die Umwandlung des ursprünglich gleichmäßigen Wandbelags sich in verschiedenen Grenzen halten kann. Hier entscheidet ein zweiter Faktor ihren Wert.

2) wurde gezeigt, daß die Nasenmuscheln sich an der lateralen Wand der Nasenhöhle, wie auch an dem hinteren abgespaltenen Teil der medialen Wand, anlegen können. Die beiden Gruppen wurden als laterale und mediale Muscheln bezeichnet. Die letztere Bildungsweise war allein bei den Ethmoturbinalia der Säuger beschrieben worden und fehlte den übrigen Amniotenklassen, soweit bekannt.

Alle übrigen Muscheln sind Conchae laterales zu benennen. Die eine Unterabteilung derselben, die durch die halbmondförmige Falte von den vorderen abgespalten wurde, die Conchae obtectae, sind ebenfalls den Mammaliern eigentümliche Bildungen,

denen keine Muscheln der übrigen Vertebraten an die Seite gestellt werden können; nirgends trifft man auf ähnliche Faltenbildung.

Somit bleiben als Conchae laterales anteriores übrig: die Muschel der Saurier und Schlangen, die primäre (mittlere) und sekundäre (obere, Riechhügel) der Vögel und die primäre (untere, Maxilloturbinale) und sekundäre (mittlere, Nasoturbinale) Concha der Säuger. Daß der letztgenannte Wulst von den Ethmoturbinalia völlig zu trennen und mit dem Maxilloturbinale zu vereinigen ist, wurde ausführlich erörtert. Da die primären, früh entstehenden Einragungen, sowie die sekundären. über diesen sich später bildenden völlig an gleicher Stelle abgeschnürt werden, so liegt kein Grund gegen ihre Homologisierung vor, und damit kämen wir zu folgender Einteilung:

I. Muscheln des eingestülpten äußeren Epithels: Concha anterior (vestibuli) der Vögel.

II. Muscheln des ursprünglichen Sinnesepithels:
  1) angelegt an der lateralen Wand (Conchae laterales):
    A. den vorderen Teil einnehmend (C. l. anteriores)
      a) primäre, untere: Concha der Saurier und Schlangen, Concha media der Vögel, Maxilloturbinale der Säuger,
      b) sekundäre, obere: Concha posterior (Riechhügel) der Vögel, Nasoturbinale der Säuger = Agger nasi (Mensch). [Obere Muschel der Krokodile??]
    B. den hinteren Bezirk einnehmend: Conchae obtectae der Säuger.
  2) angelegt im Bereich der ursprünglich medialen Wand: Ethmoturbinalia der Säuger, von vorn nach hinten zu zählen.

Jakobson'sches Organ.

Als Jakobson'sches Organ wurde bei Amniotenembryonen eine sehr frühzeitig sich anlegende Rinne im Sinnesepithel der medialen Wand der Riechgrube bezeichnet, welche sich zu einem hinten blind endigenden Kanal schließt. In Rudimenten ließ sie sich bei allen daraufhin untersuchten Amnioten nachweisen (Schildkröte??); selbst bei Krokodilen und Vögeln, bei denen das Vorkommen allgemein geleugnet wurde, zeigte sich eine seichte Furche an der typischen Stelle. Dagegen war Ganin's und Mihalcovics' Deutung des Ausführungsganges der septalen Drüse der Vögel als Jakobson'sches Organ hauptsächlich in Hinsicht auf dessen späte Anlage verworfen worden.

Es erhebt sich nun die Frage, ob auch die Anamnier ein Homologon dieses interessanten Gebildes besitzen; fast in jeder Klasse wurde ein solches beschrieben, doch, wie ich glaube, sind die Deutungen nicht stichhaltig.

Daß die Angaben von Scott für Petromyzon und von Winther für die Forelle irrig waren, ist bereits erörtert worden.

Schwieriger zu beurteilen sind die Verhältnisse bei den Amphibien. Ziemlich allgemein ist der untere Blindsack, der sich aus der medialen Wand des Riechsackes im Bereich des Sinnesepithels ausstülpt, als Jakobson'sches Organ bezeichnet worden; die Lage scheint allerdings die typische zu sein, und das Verhalten der zu diesem Blindsack gehörigen Drüse, welche wie bei Reptilien weit vor den übrigen Nasendrüsen erscheint, ist ein gewichtiger Grund für die Homologie. Indes ist daran zu erinnern, daß die Entwickelung des

Geruchsorgans bei den Amphibien schon sehr früh einen ganz abweichenden Weg einschlägt; das Lumen bildet sich völlig anders als bei den Amnioten, und die mediale Wand enthält daher von Anfang an ganz anderes Material als bei den übrigen Wirbeltieren. Auch die Zeit der Ausstülpung des unteren Blindsackes ist auf ein viel späteres Entwickelungsstadium verschoben, als mit dem Auftreten des Jakobsonschen Organs vereinbar wäre. Ob man den einen oder anderen Gründen mehr Wert beilegt, ist subjektives Empfinden. Ich stehe einer Benennung des unteren Blindsackes der Amphibien als Jakobson'schen Organs nicht sympathisch gegenüber und möchte diese Bezeichnung auf die oben charakterisierte Bildung der Amniotennase beschränkt wissen.

Mißbildungen.

Kurz sei noch auf die Entstehung zweier Mißbildungen hingewiesen, welche in Störungen während der Entwickelung von Nase und Gaumen, und zwar in einem unvollkommenen oder unterbleibenden Verschluß sich normal vereinigender Teile ihre Ursache haben und daher als Hemmungsbildungen aufzufassen sind.

Werden die beiden Gaumenplatten, etwa durch ein nicht erfolgtes Nachuntenrücken der zwischen ihnen eingeklemmten Zunge, an ihrer Vereinigung gehindert, so bleibt der sekundäre Gaumen gespalten, und es findet zwischen Nasen- und Mundhöhle eine Kommunikation statt (Palatum fissum, Wolfsrachen). Diese Spalte kann eine sehr verschiedene Ausdehnung besitzen; sie kann sich auf das ganze Munddach erstrecken oder im geringsten Falle auf eine Teilung des Zäpfchens beschränken. Das Septum narium hängt entweder frei nach unten oder verwächst noch mit einer der Gaumenplatten, wodurch wenigstens eine Nasenhöhle geschlossen wird.

Als Kieferspalte oder Hasenscharte, welche auch vereinigt mit der obigen Mißbildung auftreten kann, bezeichnet man eine seitliche Spaltung der Lippe allein oder des ganzen Kiefers, doppelseitig oder einseitig. Erstere nimmt ihre Entstehung durch mangelhaftes Verwachsen der Oberkieferfortsätze mit den Processus globulares der inneren Nasenfortsätze, welches zur Bildung der Oberlippe führen soll. Die Spaltung des ganzen Kiefers kann nur durch eine Störung bei der Herstellung des primären Gaumens erklärt werden: die Gesichtsfortsätze müssen in frühen Stadien am Aneinanderlegen zur Bildung des oralen Blindsackes verhindert worden sein; dann wächst das Riechorgan als ventral offene Rinne in die Länge, primitiver Gaumen und primitive Choane können sich nicht entwickeln. Später kann eine vollständige oder partielle Verwachsung eintreten.

Litteratur.

Die mit einem * versehenen Arbeiten beschäftigen sich hauptsächlich mit der Entwickelung des Geruchsorgans, welche in den übrigen nur nebensächlich behandelt wird.

Abraham, K. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Wellensittichs. Anat. Hefte. Bd. XVII.* **1901.**

Aichel, O. *Kurze Mitteilung über den histologischen Bau der Riechschleimhaut embryonaler Teleostier. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München* **1895.**

Ayers, H. *Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. Morph. Boston Vol. IV.* **1890.**

*Bawden, H. *The Nose and Jakobson's Organ with especial Reference to Amphibia. Journ. comp. Neur. Vol. IV.* **1894.**

Beard, J. *The System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsida. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI.* **1886.**

*— *Morphological Studies. 4. The Nose and Jakobson's Organ. Zool. Jahrb. Bd. III.* **1889.**

Béranek, E. *Sur le développement des nerfs craniens chez les Lézards. Recueil Zool. Suisse. T.I.* **1884.**

***Berliner, C.** *Zur Entwickelung des Geruchsorgans der Selachier. Arch. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902.**

Blaue, J. *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Arch. Anat. u. Phys.* **1884.**

***Born, G.** *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. II.* **1876.**

*— *Entstehung des Thränenkanals und des Jakobson'schen Organs der Amnioten. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur.* **1877.**

*— *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. Bd. V (I. Eidechse, II. Hühnchen).* **1879.**

*— *idem. Morphol. Jahrb. Bd. VIII (III. Ringelnatter).* **1883.**

Bromann, J. *Beschreibung eines menschlichen Embryos von beinahe 3 mm Länge. Morphol. Arb. Bd. V.* **1895.**

Bujor, P. *Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoete. Rev. biol. Nord d. France.* **1890—91.**

***Burckhardt, R.** *Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LII.* **1891.**

— *Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verh. V. internat. Zool. Kongr. Berlin.* **1901.**

***Calberla.** *Zur Entwickelungsgeschichte des Petromyzon. Amtl. Ber. Vers. deutsch. Naturf. u. Aerzte.* **1877.**

***Cohn, Fr.** *Zur Entwickelungsgeschichte des Geruchsorgans des Hühnchens. Arch. mikr. Anat.* **1902.**

Corning, H. K. *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopf der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**

***Disse, J.** *Die Ausbildung der Nasenhöhle nach der Geburt. Arch. Anat. u. Phys.* **1889.** *Suppl.*

— *Die erste Entwickelung des Riechnerven. Anat. Hefte. Bd. IX.* **1897.**

Dohrn, A. *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels.* **1875.**

*— *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierleibes. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mitteil. Zool. Station Neapel. Bd. IV.* **1882.**

***Dursy.** *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Tübingen* **1869.**

Duval, M. et **Garnault, P.** *L'organe de Jakobson chez les Chiroptères. Comptes rend. d. l. Soc. de Biol. S. 10. II.* **1895.**

***Fleischer, R.** *Beiträge zu der Entwickelungsgeschichte des Jakobson'schen Organs und zur Anatomie der Nase. Sitz.-Ber. Phys.-med. Soc. Erlangen.* **1877.**

***Ganin, M.** *Einige Thatsachen zur Frage über das Jakobson'sche Organ der Vögel. Arb. d. naturf. Ges. Charkoff.* **1890** *(russisch). Im Excerpt Zool. Anz.* **1890.**

Garnault, K. *Contributions à l'étude de la morphologie des fosses nasales. L'organ de Jakobson. Comptes rend. d. l. Soc. d. Biol., S. 10. XII,* **1895.**

Gegenbaur, C. *Ueber das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**

— *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletts. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* **1888.**

Grosser, O. *Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.* **1900.**

Hatschek, B. *Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**

— *Die Metamerie des Amphioxus und Ammocoetes. Verh. Anat. Ges.* **1892.**

Herzfeld, P. *Ueber das Jakobson'sche Organ des Menschen und der Säugetiere. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. III.* **1888.**

***Hinsberg, V.** *Die Entwickelung der Nasenhöhle bei Amphibien. I und II: Anuren und Urodelen. Arch. mikr. Anat., Bd. LVIII.* **1901.**

*— *idem. III. Gymnophionen. Arch. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902.**

His, W. *Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Arch. Anat. u. Phys.* **1887.**

*— *Beobachtungen zur Geschichte der Nasen- und Gaumenbildung beim menschlichen Embryo. Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss.* **1901.**

Hochstetter, F. *Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verh. Anat. Ges.* **1891.**

*— *Ueber die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Verh. Anat. Ges.* **1892.**

Hoffmann, C. K. *Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz.* **1894.**
*Holm, J. F.** *The Development of the Olfactory Organ in the Teleostei. Morphol. Jahrb.* **1894.**
*— *Some Notes on the early Development of the Olfactory Organ of Torpedo. Anat. Anz. Bd. X.* **1894.***
Jungersen, H. F. E. *Bidrag til Kundskaben om det Jakobsonsk Organ hos Hvirveldyrene. Metropolitanskolens Indbydelsesskrift.* **1881.**
Kaensche, C. C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneider's zool. Beitr. Bd. II.* **1889.**
***Kangro, C.** *Ueber Entwickelung und Bau der Stenon'schen Nasendrüse der Säugetiere. Diss. inaug. Dorpat.* **1884.**
Keibel, Fr. *Zur Entwickelungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes bei Vertebraten. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
***Killian, G.** *Zur Anatomie der Nase menschlicher Embryonen. Arch. Laryngol. und Rhinol. Bd. II, III, IV.* **1895—96.**
Klein, C. *A further Contribution to the minute Anatomy of the Organ of Jakobson in the Guinea Pig. Quart. Journ. Micr. Sc.* **1881.**
***Kölliker, A.** *Ueber die Entwickelung der Geruchsorgane beim Menschen und Hühnchen. Würzb. med. Zeitschr. Bd. I.* **1860.**
*— *Ueber die Jakobson'schen Organe des Menschen. Festschr. f. Rinecker.* **1877.**
— *Histologische und embryologische Mitteilungen. 2. Der Lobus olfactorius und die Nervi olfactorii bei jungen menschlichen Embryonen. Sitz.-Ber. Würzb. Phys.-med. Ges.* **1882.**
*— *Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschr. für Zürich. Verhandl. d. Phys. -med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XVII.* **1883.**
Kölliker, Th. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen und die Anatomie der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Nova Acta. Halle.* **1882.**
Kupffer, C. v. *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes bei Acipenser sturio. Sitz.-Ber. d. Ges. Morph.-Phys. München* **1891(92).**
*— *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. München, Heft I—IV.* **1893—1900.**
*— *Ueber Monorhinie und Amphirhinie. Sitz.-Ber. der math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München.* **1894.**
Langerhans, P. *Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Ber. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. VI.* **1873.**
Leboucq. *Note sur les perles épithéliales de la voute palatine. Arch. Biol. T. II.* **1881.**
***Legal, E.** *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbeltiere (Schwein). Morphol. Jahrb. Bd. VIII.* **1883.** *(Wenig abgeändert als Diss. inaug. Breslau.)*
***Legros, R.** *Développement de la cavité buccale chez l'Amphioxus lanceolatus. Arch. d'Anat. micr. T. I, II.* **1897.**
***Lubosch, W.** *Die erste Anlage des Geruchsorgans bei Ammocoetes und ihre Beziehungen zum Neuroporus. Morphol. Jahrb. Bd. XXIX.* **1901.**
***Lustig, A.** *Sulle cellule epiteliali nella regione olfattoria degli embrioni. Atti R. Accad. Sc. Torino. Vol. XXIII.* **1888.**
Mac Bride, E. W. *Further Remarks on the Development of Amphioxus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLIII.* **1900.**
***Madrid-Mureno, J.** *Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Referat v. Emery. Biol. Centralbl.* **1886.**
***Marshall, Milnes.** *The Morphology of the Vertebrate Olfactory Organ. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XIX.* **1879.**
***Meek, A.** *On the Occurrence of a Jacobson's Organ, with Notes on the Development of the Nasal Cavity, the Lacrymal Duct and the Harderian Gland in Crocodilus porosus. Journ. Anat. and Phys. Vol. XXVIII.* **1892.**
***Merkel, Fr.** *Ueber das Jakobson'sche Organ des Erwachsenen und die Papilla palatina. Anat. Hefte.* **1892.**
***Mihalcovics, V. v.** *Bau und Entwickelungsgeschichte der pneumatischen Gesichtshöhlen. Verh. Anat. Ges.* **1896.**
*— *Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Handbuch d. Laryng. u. Rhinol. Wien.* **1896*.**
*— *A Jacobson féle szerv. Math. és Termész. Értesitö Budapest.* **1898.**
*— *Nasenhöhle und Jakobson'sches Organ. Anat. Hefte. Bd. XI.* **1898*.**
*— *Untersuchungen über die Entwickelung der Nase und ihrer Nebenhöhlen. Math. nat. Ber. aus Ungarn. Bd. XV.* **1899.**
*— *Ueber das Jakobson'sche Organ. Math.-nat. Ber. aus Ungarn. Bd. XV.* **1899*.**
***Nusbaum, J.** *Zur Entwickelungsgeschichte des Gaumens, der Stenson'schen und Jakobson-schen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde. Anz. Akad. Wiss. Krakau.* **1896.**

Parker, W. N. *On some Points in the Structure of the young of Echidna aculeata. Proc. R. Soc. London.* **1894.**
*__Peter, K.__ *Mitteilungen zur Entwickelungsgeschichte der Eidechse. I. Das Wachstum des Riechgrübchens. Arch. mikr. Anat. Bd. LV.* **1900.**
*— *id. III. Die Neuroporusverdickung und die Hypothese von der primären Monorhinie der amphirhinen Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. LVIII.* **1901.**
— *Der Einfluſs der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.***
*— *Zur Bildung des primitiven Gaumens bei Mensch und Säugetieren. Anat. Anz. Bd. XX.* **1902.**
*— *Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der Säugetiere. Arch. mikr. Anat. Bd. LX.* **1902*.**
*__Preobraschensky, S.__ *Beiträge zur Lehre über die Entwickelung des Geruchsorgans des Huhnes. Mitt. embr. Inst. Wien.* **1892.**
*__Putelli, F.__ *Ueber das Verhalten der Zellen der Riechschleimhaut bei Hühnerembryonen früher Stadien. Mitt. embr. Inst. Wien.* **1889.**
*__Rathke, H.__ *Ueber die Bildung und Entwickelung des Oberkiefers und der Geruchswerkzeuge. Abh. zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte Bd. I.* **1832.**
Rauber, A. *Die Kernteilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbeltiere. I. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVI.* **1886.**
*__Röse, C.__ *Ueber das rudimentäre Jakobson'sche Organ der Krokodile und des Menschen. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**
*— *Ueber die Nasendrüse und die Gaumendrüsen von Crocodilus porosus. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893*.**
*— *Ueber das Jakobson'sche Organ von Wombat und Opossum. Ant. Anz. Bd. VIII* **1893†.**
Ruysch. *Thesaurus anatomicus. Amstelodomi* **1744.**
*__Schmidt, E.__ *Ueber das postembryonale Weiterbestehen des Jakobson'schen Organs und Knorpels beim Menschen und die Beziehungen derselben zu einander. Diss. inaug. Berlin.* **1896.**
*__Schönemann, A.__ *Beitrag zur Kenntnis der Muschelbildung und des Muschelwachstums. Anat. Hefte. Bd. XVIII.* **1901.**
*__Schwalbe, G.__ *Ueber die Nasenmuscheln der Säugetiere und des Menschen. Sitz.-Ber. d. Phys.-ök. Ges. Königsberg. Bd. XXIII.* **1882.**
*__Schwink, J.__ *Ueber den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugetieren. München* **1888.**
Semon, R. *Normentafel zur Entwickelungsgeschichte von Ceratodus. Jena.* **1891.**
Seydel, O. *Ueber die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. XVII.* **1891.**
*— *Ueber die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII.* **1895.**
— *Ueber die Nasenhöhle und das Jakobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröte. Festschr. f. Gegenbaur.* **1896.**
*— *Ueber Entwickelungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peripheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere. Denkschr. Med.-nat. Ges. Jena. Bd. VI.* **1899.**
Sluyter, C. Th. *Das Jakobson'sche Organ in Crocodilus porosus. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
Smith, G. E. *Jacobson's Organ and the olfactory Bulb in Ornithorhynchus. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**
Sömmering, S. Th. *Abbildungen der menschlichen Organe des Geruches. Frankfurt* **1809.**
Steiner, F. *Ueber die Entwickelung der Stirnhöhlen und deren krankhafte Erweiterung durch Ansammlung von Flüssigkeiten. Langenbecks Arch. Bd. XIII.* **1871.**
*__Symington, M. D.__ *On the Organ of Jacobson in the Kangoroo and Rock-Wallaby. Journ. Anat. and Phys. Vol. V.* **1892.**
*__Tiemann, H.__ *Ueber die Bildung der primitiven Choanen bei Säugetieren. Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. XXX.* **1896.**
Van Wijhe, J. W. *Ueber den vorderen Neuroporus. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**
*— *Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbeltiere. Zool. Anz. Bd. IX.* **1886.**
Weber, M. *Beiträge zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Genus Manis. Zool. Erg. einer Reise in Niederl.-Ostindien. Bd. II.* **1894.**
Wiedersheim, R. *Beiträge zur Kenntnis der äuſseren Nase von Semnopithecus nasicus. Zeitschrift Morph. Bd. III.* **1901.**

Winther, G. *Fiskenets Ansigt. Naturhist. Tidskr. 3. R. Bd. X.* **1875.**
Wright, R. R. *On the Organ of Jacobson in Ophidia. Zool. Anz.* **1883.**
Ziegler, H. E. *und* **F.** *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXIX.* **1892.**
****Zuckerkandl, E.** *Das periphere Geruchsorgan der Säugetiere. Stuttgart* **1887.**
— *Die Siebbeinmuscheln des Menschen. Anat. Anz. Bd. VII.* **1892.**
*— *Die Entwickelung des Siebbeins. Verh. Anat. Ges.* **1892*.**

Außer in den Lehrbüchern, von denen hier bes. **Kölliker's** *und* **Balfour's** *Entwickelungsgeschichte hervorgehoben werden sollen, ist die Entwickelung des Geruchsorgans in folgenden in A. L. III angeführten Schriften behandelt worden oder sind darauf bezügliche Abbildungen gebracht worden (die eingeklammerte arabische Ziffer giebt die Unterabteilung des Verzeichnisses an)*

Balfour 1878 *(3),* **Balfour** *and* **Parker 1882** *(5),* **Brauer 1899** *(7),* ***Goette 1875** *(7),* **Hatschek 1881** *(1),* **His** ***1880—1885,** ***1892** *(11),* **Hoffmann 1882** *(4),* **1884** *(4),* **1890** *(5),* **1896** *(3),* **Kollmann 1868** *(1),* **Kupffer 1890** *(2),* **Nassunow 1894/95** *(9),* **Parker 1880** *(8), außerdem dessen Abhandlungen The Structure and Development of the Skull;* **Price 1896** *(2),* **Rathke 1838** *(8),* **1848** *(8),* ***Sarasin 1890** *(7),* **Scott 1882** *(2),* **1887** *(2),* **Semon 1893** *(6),* ***Völtzkow 1899** *(8),* **Wiedersheim 1890** *(7),* **Wilson 1891** *(4),* **Willey 1891** *(1).*

Natürlich können hier nicht alle Arbeiten, welche das Geruchsorgan kurz erwähnen, nochmals angeführt werden, s. also A. L. III und das Kapitel „Entwickelung des Gesichts".

Sechstes Kapitel.

Entwickelungsgeschichte des Gehörorgans.

Von

Rudolph Krause.

Die Entwickelung des Gehörorgans spielt sich bei den Wirbeltieren in drei großen aufeinander folgenden Perioden ab. Die erste beginnt mit einer Epidermisverdickung, die sich zu einer kleinen Grube einstülpt, und findet ihren Abschluß in der Entstehung eines kleinen, ovalen Bläschens, das dicht unter der Haut liegt. Beide, Bläschen und Haut, sind bei den weitaus meisten Wirbeltieren durch einen Kanal miteinander verbunden, der aber nur bei einer einzigen Gruppe dauernd offen bleibt, bei den übrigen sich von der Epidermis losschnürt und einen kurzen dorsalen Anhang des Ohrbläschens darstellt.

Die zweite Periode charakterisiert sich hauptsächlich durch Ausstülpungsvorgänge, welche jenes primitive Hörbläschen betreffen und an der ventralen, dorsalen, lateralen und medialen Wand desselben angreifen. Es setzt sich dadurch der obere, dorsale Teil der Hörblase, Pars superior, von dem unteren, ventralen Teil, Pars inferior, immer mehr und mehr ab. Aus dem ersteren stülpen sich 3 halbkreisförmige, ungefähr in den drei Ebenen des Raumes orientierte Kanäle aus, die Canales semicirculares; den Rest der Pars superior, in welchen jene Kanäle einmünden, bezeichnen wir als Utriculus. Die Pars inferior der Hörblase dagegen liefert ein rundliches Säckchen, den Sacculus. Er stülpt aus seiner ventralen Fläche wiederum ein kürzeres oder längeres Rohr aus, das sich bei den höchststehenden Formen spiralig in Form eines Schneckengehäuses aufwindet. Je nach seiner Entwickelung bezeichnen wir es als Lagena oder Cochlea.

In der dritten Periode endlich sondern sich die so entstandenen Teile mehr und mehr voneinander. Man kann im allgemeinen sagen, daß, je höher ein Wirbeltier steht, es zu um so größerer Selbständigkeit und Trennung der einzelnen Teile kommt. So trennen sich bei den Säugetieren Utriculus mit den Canales semicirculares und Sacculus fast völlig voneinander und bleiben nur durch die Vermittlung jenes oben erwähnten Labyrinthanhangs, des Ductus endolymphaticus, miteinander in Kommunikation. Es trennt sich aber auch der Sacculus

wiederum von der Cochlea. Hier vermittelt ein sehr feines, noch nicht allzu lange gekanntes Rohr, der Canalis reuniens, den Zusammenhang (HENSEN, 1863).

Andererseits sehen wir wieder bei den tiefstehenden Formen, z. B. den Selachiern, die einzelnen Teile weit offen ineinander übergehen. Hier kommt es zu einer Trennung der Pars superior von der Pars inferior überhaupt nicht, und bei den Petromyzonten vermissen wir sogar einen der 3 Bogengänge. Das Petromyzontenlabyrinth mit seinen mangelhaft abgetrennten beiden Bogengängen bildet eine willkommene Brücke, die uns hinüberführt zum Hörbläschen der Cephalopoden.

Im Laufe der fortschreitenden Entwickelung rückt das Hörbläschen immer mehr in die Tiefe, entfernt sich immer mehr von der Körperoberfläche, dadurch wird natürlich auch die Schallzuleitung eine mangelhaftere. Bei den Wasser bewohnenden Fischen und Amphibien oder

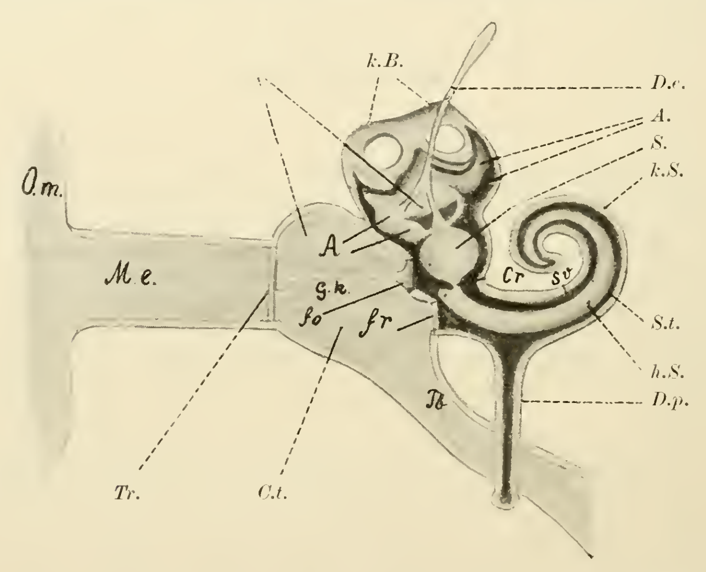


Fig. 76. Schematische Darstellung des menschlichen Gehörorgans nach WIEDERSHEIM. *A.* Ampullen. *Cr.* Canalis reunieus. *C.t.* Paukenhöhle. *D.e.* Ductus endolymphaticus. *F.o.* Foramen ovale. *F.r.* Foramen rotundum. *G.k.* Gehörknöchelchen. *h.B.* häutige Bogengänge. *h.S.* häutige Schnecke. *k.B.* knöcherne Bogengänge. *k.S.* knöcherne Schnecke. *M.e.* äußerer Gehörgang. *O.m.* Ohrmuschel. *S.* Sacculus. *S.e.* Saccus endolymphaticus. *S.t.* Scala tympani. *S.v.* Scala vestibuli. *Tb.* Tube. *Tr.* Trommelfell. *U.* Utriculus. *x* Vorhofsblindsack. *D.p.* Ductus perilymphaticus.

bei den sich kriechend auf dem Boden fortbewegenden Reptilien fällt dieser Umstand weniger ins Gewicht. Bei den höheren landbewohnenden Reptilien, Vögeln und Säugetieren aber mußte für eine bessere Schallzuleitung gesorgt werden. Hier entwickeln sich aus dem 1. und 2. Schlundbogen, aus der 1. Schlundspalte und den angrenzenden Epidermispartieen besondere Hilfsapparate, welche sich dem Labyrinthbläschen oder inneren Ohr angliedern und die wir im Gegensatz zu jenem als mittleres und äußeres Ohr bezeichnen. Sie setzen sich zusammen aus kleinen Knöchelchen, welche einerseits an das Labyrinth, andererseits an die äußere Haut anstoßen und so eine

Verbindung beider bilden. Diese Gehörknöchelchen liegen in einem Hohlraum eingeschlossen, der Paukenhöhle, welche nach innen durch ein kurzes Rohr, die Tuba Eustachii, mit der Rachenhöhle kommuniziert, nach außen aber durch eine Membran geschlossen ist. Die letztere, das Trommelfell, ist die Aufnahmemembran für die Schallwellen und leitet dieselben über auf die Gehörknöchelchen, mit welchen es fest verbunden ist. Nach außen schließt sich an das Trommelfell ein kürzerer oder längerer äußerer Gehörgang, dem als Schalltrichter die Ohrmuschel angefügt ist.

Das mit einer Flüssigkeit, der Endolymphe, gefüllte Labyrinth umgiebt sich mit einer knöchernen Kapsel, welche die Form jenes komplizierten Organs mehr oder weniger getreu nachahmt. Zwischen dem so gebildeten knöchernen und dem häutigen Labyrinth schieben sich dann noch Räume ein, welche ebenfalls mit Flüssigkeit, Perilymphe, gefüllt sind und durch den Ductus perilymphaticus mit den Lymphräumen des Centralnervensystems in Verbindung stehen. Sie sind wesentlich als Schutzeinrichtung für das häutige Labyrinth aufzufassen, dienen aber auch im hohen Grade der Schallleitung.

Für unsere Besprechung kommen ausschließlich die häutigen Teile des Gehörorgans in Betracht, da sich die knöchernen Teile, also knöchernes Labyrinth, knöcherne Paukenhöhle, Gehörknöchelchen und knöcherner Gehörgang, nur in Verbindung mit dem Schädel abhandeln lassen. Sie werden dort ihre Erledigung finden.

Die Bildung des Hörbläschens.

Die ersten Anzeigen von der Entwickelung des Gehörorgans spielen sich ab in einer Zone, welche gelegen ist seitlich vom 3. Hirnbläschen. Hier erscheint das Ektoderm erheblich verdickt in einem länglichen Bezirk, welcher überall ohne scharfe Grenze in das indifferente Ektoderm übergeht. Indem nun innerhalb dieser Gehörzone eine reichliche Zellwucherung stattfindet, verdickt sie sich immer mehr und setzt sich gleichzeitig schärfer von ihrer Umgebung ab.

In Fig. 77 liegt jederseits vom Nervenrohr (*n*), das sich eben geschlossen hat, die Hörplatte (*h.p.*). Auf der einen Seite ist sie genau senkrecht, auf der anderen etwas schräg geschnitten. Sie besteht aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel, dessen Zellen von der Mitte der Hörplatte nach der Peripherie zu immer niedriger werden und schließlich in die kubischen Zellen des Ektoderms übergehen. Die Kerne dieser Zellen liegen an der Zellbasis, doch erkennt man auch der Zellperipherie näher vereinzelte Kerne, welche sich aber sämtlich in Mitose befinden. Es scheint so, als ob in diesen Zellen eine Wanderung der Kerne stattfände; wenn sich der Kern geteilt hat, rückt er an die Basis der Zelle.

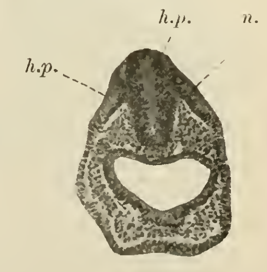


Fig. 77. Schnitt durch die Kopfgegend eines Embryos von Tropidonotus natrix. *hp.* Hörplatte. *n.* Nervenrohr.

Bei anderen Tieren scheint die Hörplatte aus mehreren Reihen übereinander geschichteter Zellen zu bestehen, so beim Hühnchen aus 2—3, bei Mustelus aus 3—4 Schichten (Poli, 1897).

Die Hörplatte bildet sich schon sehr früh, noch vor dem Durchbruch der Schlundspalten, bei Hühnerembryonen von 7—8 Urwirbeln,

Hyla von 2 mm, Mustelus von 3—4 mm, Rana von 7—8 Urwirbeln, Maulwurf von 10 Urwirbeln (Heape, 1887, A. L. III, 10), Schaf von 17—18 Tagen, Hund von 16—17 Tagen (Poli, 1897; Bonnet, 1891, A. L. II).

Bei denjenigen Wirbeltieren, welche ein zweischichtiges Ektoderm besitzen, wie Teleostier, Ganoiden und Amphibien, betrifft die Epithelverdickung ausschließlich das innere Blatt, während die Deckschicht unverändert über die Hörplatte hinwegzieht. Auch hier wachsen die Zellen jener Grundschicht zu langen Cylinderzellen aus, die in der Mitte der Hörzone am längsten sind, nach den Seiten zu immer niedriger werden und schließlich in kubische Zellen übergehen (1884 C. K. Hoffmann, A. L. III, 4; 1881 Salensky, A. L. III, 5; 1875 Goette, A. L. III, 7).

In dem folgenden Stadium bildet sich die Hörplatte zur Hörgrube um, indem sich zunächst die Platte in ihrem Centrum einsenkt, eine napfförmige Vertiefung erhält. Diese Einsenkung verdankt ihre Entstehung wohl hauptsächlich dem Umstand, daß die bei der lebhaften Zellwucherung entstehenden Kerne sämtlich nach der Basis der Zellen wandern. Es wird dadurch die Zellbasis breiter als das periphere Ende; hierzu kommt noch, daß viele Zellen mit ihrem peripheren Ende die freie Oberfläche überhaupt nicht erreichen. Indem sich nun an der Basis der Hörplatte immer eine Zelle nach der anderen eindrängt, wird sich dieselbe mehr und mehr nach innen vorwölben, während die Peripherie der Platte in ihrem Centrum einsinkt.

Bei den Tieren mit zweischichtigem Ektoderm kommt es meist nur zu einer Einstülpung der verdickten Grundschicht. Hier brückt sich Deckschicht ohne jede Einsenkung über die Hörgrube herüber

Ein etwas differentes Verhalten, eine Art Mittelstellung, nehmen die Urodelen ein. Fig. 78 stellt die Hörgrube einer Axolotl-Larve dar. Hier hat sich auch die Deckschicht gar nicht unerheblich eingestülpt, ja es scheint sogar an einer kleinen Stelle zu einer Kommunikation zwischen der eigentlichen Hörgrube und der Außenwelt zu kommen. Die erstere ist außerordentlich flach, nur an einer Stelle, und zwar in der Mitte der Hörgrube, findet sich eine kleine Vertiefung (1892 Norris; 1901 Krause).

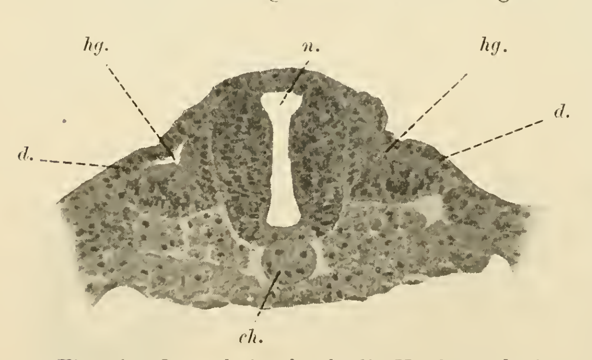


Fig. 78. Querschnitt durch die Kopfgegend einer in Streckung begriffenen Axolotl-Larve. *hg.* Hörgrübchen. *d.* Deckschicht des Ektoderms. *n.* Nervenrohr. *ch.* Chorda.

Hat sich einmal die Hörgrube gebildet, so findet auch bald ein Umschlag ihrer Ränder statt, und zwar beginnt derselbe meist an dem dorsalen Rande der Hörgrube. Man kann diesen Prozeß am schönsten bei den Amphibien verfolgen.

Fig. 79 und 80 stellen zwei derartige Stadien von der Froschlarve dar. In dem ersten Stadium erscheint die Hörgrube noch ziemlich seicht, der dorsale Rand der Grube hat sich aber bereits umgeschlagen, während der ventrale Rand noch kontinuierlich in die Grundschicht des Ektoderms übergeht. In dem folgenden Stadium der Fig. 80 hat

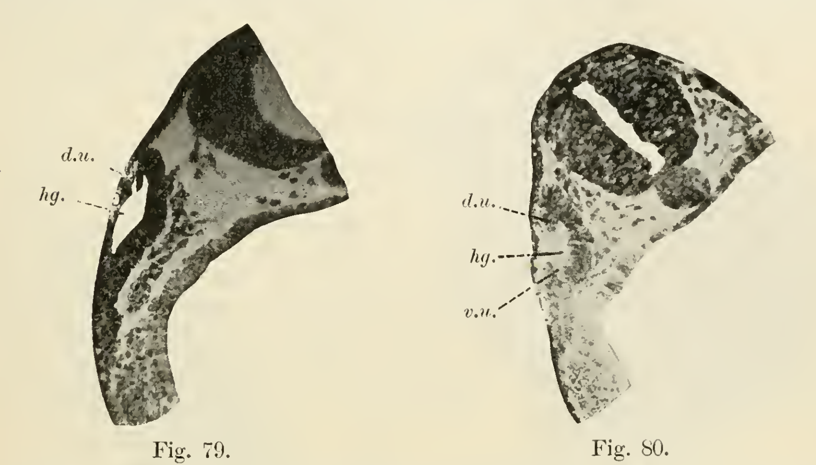


Fig. 79. Fig. 80.

Fig. 79 und 80. Zwei Schnitte durch die Kopfgegend zweier in Streckung begriffenen Froschlarven. *hg.* Hörgrübchen. *d.u.* dorsale Umstülpung. *v.u.* ventrale Umstülpung der Hörplatte.

sich nun auch der ventrale Rand, aber viel breiter umgeschlagen, so daß der ventrale Abschnitt der Hörgrube mehr ausgebaucht, der dorsale dagegen mehr zugespitzt erscheint. Im Centrum ist die Hörgrube noch offen, in die Oeffnung aber wölbt sich hinein ein Pfropf von Zellen, der der Grundschicht des Ektoderms angehört.

Der endliche Schluß der Hörblase erfolgt überall durch starke Wucherung der einander zustrebenden Ränder. Dabei wird gleichzeitig die Blase durch das zwischen sie und die Epidermis eindringende Mesenchym mehr und mehr von der Oberfläche abgedrängt. Es kommt so bei manchen Tierklassen ein Stadium, in welchem die Hörblase noch durch einen engen und verhältnismäßig langen Kanal mit der Körperoberfläche in Verbindung steht, wie das die nebenstehende Fig. 81 von der Ringelnatter zeigt. Aehnliches findet sich auch bei den Vögeln. Bei den Säugetieren aber erfolgt der Schluß und die Lösung der miteinander verklebten Ränder der Hörblase von der Epidermis so rasch, daß ein solches Stadium schwieriger zur Beobachtung kommt. Im übrigen scheinen auch individuelle Variationen hier nicht selten vorzukommen.



Fig. 81. Schnitt durch die Kopfgegend eines Embryos von Tropidonotus natrix. *hb.* Hörbläschen, bei *x* Mündung des Ganges, der die Abschnürungsstelle darstellt. *n.* Epithel des Nervenrohrs.

Während bei allen Wirbeltieren das Gehörorgan durch eine Grubenbildung des Ektoderms entweder des gesamten Ektoderms oder seiner Grundschicht allein entsteht, machen die Dipnoer eine Ausnahme. Nach einer brieflichen Mitteilung von Herrn Prof. Semon bildet sich bei Ceratodus zunächst eine Verdickung des Ektoderms, welche sich zu einem Epithelzapfen auswächst. Er trägt an seinem Ende eine solide Epithelkugel, welche sich nach und nach aushöhlt und zu einem rundlichen, später länglichen Hörbläschen wird.

Das primitive Hörbläschen.

Wenn sich das Hörbläschen vollständig von seinem Mutterboden, der Epidermis, abgeschnürt hat, stellt es ein länglich-ovales Bläschen dar, dessen größter Durchmesser bei Amphibien, Vögeln und Säugetieren dorso-ventral, bei Fischen und Reptilien dagegen caudo-cerebral gelagert ist. Die Größenverhältnisse sind bei den einzelnen Wirbeltierklassen nur recht geringen Schwankungen unterworfen. Die größten Hörbläschen besitzen die Vögel, dann folgen die Säugetiere, Fische, Amphibien und Reptilien. Die folgende kleine Tabelle giebt genauere Maße, es bezeichnet dabei d. v. den dorso-ventralen, c. c. den caudo-cerebralen Durchmesser in Millimetern:

	d. v.	c. c.
Hund	0,4	0,3
Meerschwein	0,32	0,25
Kaninchen	0,3	0,2
Hühnchen	0,54	0,4
Ringelnatter	0,14	0,2
Frosch	0,2	0,18
Axolotl	0,25	0,22
Forelle	0,25	0,2

Der dorsale Abschnitt des Bläschens erscheint immer verengt, in medio-lateraler Richtung etwas zusammengedrückt, während der ventrale Abschnitt mehr ausgebaucht ist. Fig. 82 stellt das halbierte Modell eines Hörbläschens vom Kaninchen dar kurz nach der Abschnürung. Die Abschnürungsstelle (x) ist noch deutlich als kleine, nach innen vorspringende Zacke der Epidermis wahrzunehmen. Der obere, engere Teil setzt sich scharf gegen den unteren, weiteren ab und liefert den Ductus endolymphaticus.

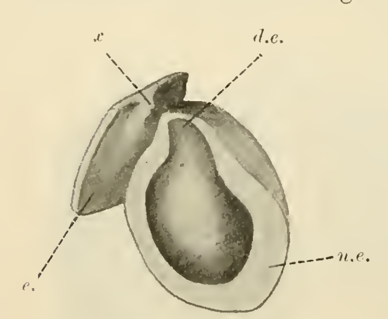


Fig. 82. Modell des Hörbläschens eines Kaninchenembryos kurz vor der Abschnürung; bei x die Abschnürungsstelle von der Epidermis (*e.*). *d.e.* die Anlage des Ductus endolymphaticus. Bei *n.e.* erscheint die Wand des Bläschens verdickt. Das ursprüngliche Modell ist halbiert.

Fig. 83 zeigt ein etwas älteres Stadium vom Hühnchen. Hier erfolgt die Abschnürung erst viel später als beim Kaninchen und beim Säugetier überhaupt. Es steht hier das Bläschen noch in offener Kommunikation mit der Körperoberfläche, obgleich schon Veränderungen in die Erscheinung treten, welche uns in die zweite Periode der Ohrentwickelung hinüberführen. Es hat sich nämlich lateral von dem stark verengerten, oberen Teil der Hörblase die laterale Wand blasig vorgestülpt und dadurch die Hörblase von der Epidermis mehr abgedrängt.

Wenn das Hörbläschen sich von der Epidermis abgeschnürt hat, besteht seine Wandung aus einer ein- oder mehrfachen Lage von Zellen. Auch hier zeigt sich wiederum die Eigentümlichkeit, daß die Mitosen immer das freie, d. h. dem Inneren des Bläschens zugekehrte Ende der Zellen einnehmen.

Die Wand des Bläschens ist fast überall gleich dick, nur im medio-ventralen Winkel findet sich eine merkliche Verdickung.

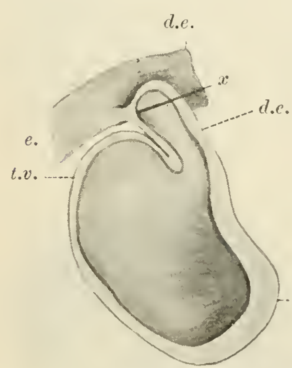
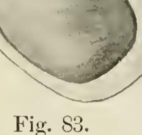



Fig. 83.

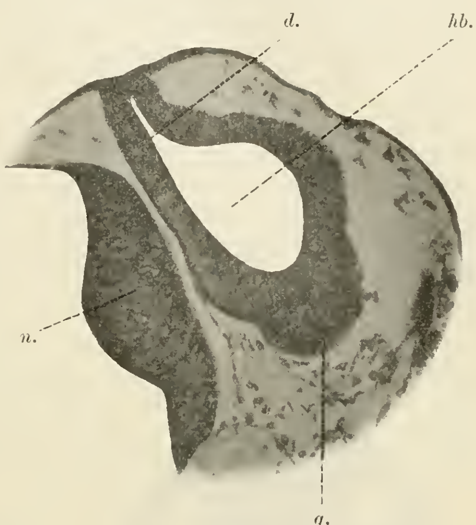


Fig. 84.

Fig. 83. Modell der Hörblase eines Hühnerembryos kurz vor der Abschnürung (halbiert). *e.* Epidermis. *d.e.* Ductus endolymphaticus, der bei *x* in offener Verbindung mit der Epidermis steht. *t.v.* Tasche für die vertikalen Bogengänge.

Fig. 84. Schnitt durch das Hörbläschen von Scyllium canicul. *hb.* Hörbläschen. *d.e.* Ductus endolymphaticus, bei *x* dessen Mündung an der Oberfläche. *g.* das der ventralen Wand angelagerte Ganglion acusticum. *n.* Epithel des Nervenrohrs.

Bei den Amphibien, bei welchen die Wand sonst überall einschichtig ist, legen sich hier 2 Zellschichten übereinander. Dieser Epithelverdickung, deren Bedeutung für das Organ später erörtert werden soll, liegt medial oder auch etwas mehr ventral ein Zellhaufen an, welcher das Ganglion acusticum darstellt (Fig. 84). Es schmiegt sich der Wand des Bläschens innig an und steht durch den Nervus acusticus mit dem Hirn in Verbindung.

Die Bildung des Ductus endolymphaticus.

Mit der Abschnürung der Hörblase steht bei vielen Tierklassen die Bildung eines Ganges in Zusammenhang, welcher bei den Selachiern aus dem Labyrinth an die Körperoberfläche führt, bei den meisten anderen Wirbeltieren dagegen sich zu einem lateral oder dorsal vom Hirn gelegenen Sack erweitert. Wir bezeichnen denselben als Labyrinthanhang, Ductus endolymphaticus, Recessus labyrinthi oder Aquaeductus vestibuli.

Bei Selachiern, Vögeln und Säugetieren stellt der Ductus endolymphaticus in gleicher Weise in einer gewissen Phase der Entwickelung den Verbindungsgang zwischen Hörbläschen und Außen-

welt dar. Bei den Säugern schnürt er sich sehr frühzeitig, bei den Vögeln etwas später und bei den Selachiern niemals von der Epidermis ab.

Wie im vorigen Kapitel gezeigt wurde, ist dieser Gang in seiner Anlage bereits vorhanden, bevor sich noch das Hörbläschen geschlossen hat (1899 Poli, 1899 Corning, 1900 Kupffer, 1901 Krause, 1901 Peter). Er stellt nämlich den dorsalsten, verengten Teil der Hörblase dar und bildet sich bei allen Wirbeltieren in gleicher Weise. Vielfach ist behauptet worden, daß der Gang erst sekundär durch Ausstülpung aus der Hirnblase entstehe. Das entspricht aber nicht den Thatsachen, denn es ist in Wirklichkeit der Ductus endolymphaticus der ursprünglichste Teil der Hörblase, da ihr dorsaler Rand, wie früher erörtert wurde, sich zuerst umstülpt und damit die Bildung des Ganges einleitet. Die Fig. 85 und 86 demonstrieren das Schicksal des Ganges nach Schluß des Hörbläschen. Fig. 75 zeigt das

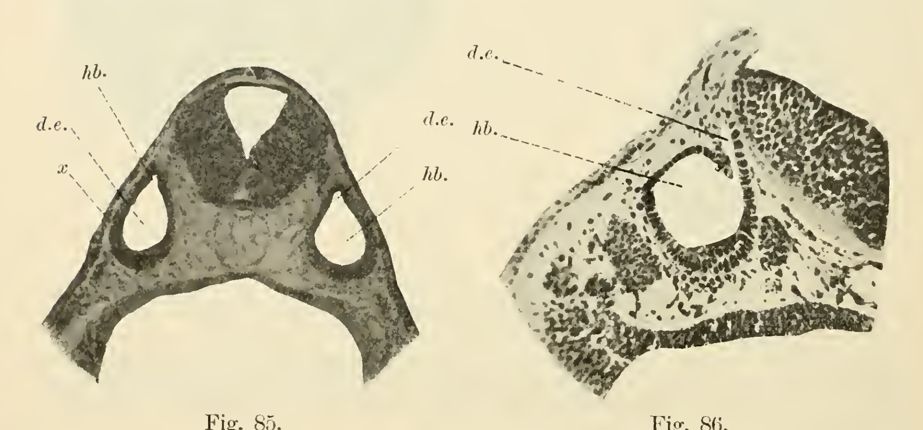


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Schnitt durch die Kopfgegend einer eben gestreckten Froschlarve. *hb.* Hörbläschen, oben geschlossen, bei *x* noch in Verbindung mit der Grundschicht des Ektoderms. *d.e.* Anlage des Ductus endolymphaticus.

Fig. 86. Schnitt durch den Kopf einer Axolotl-Larve. *hb.* Hörbläschen. *d.e.* Ductus endolymphaticus.

Bläschen eben geschlossen, auf der einen Seite noch mit der Epidermis in Verbindung. Am dorsalen Ende der Blase ist deutlich schon der Gang abgesetzt. Dadurch nun, daß, wie Fig. 86 beweist, der ventrale Abschnitt des Bläschens sich stark lateral vorbuchtet, wird der Gang von der übrigen Hörblase abgesetzt, und seine Mündung kommt an die mediale Fläche der Hörblase zu liegen.

Ebenso wie bei den Amphibien verläuft im Prinzip die Entwickelung des Ganges bei allen anderen Wirbeltieren, so daß unseres Erachtens damit auch die viel erörterte Homologieenfrage entschieden ist. Es ist der Ductus endolymphaticus der höheren Wirbeltiere völlig homolog jenem Gang, der bei den Selachiern das Labyrinth mit der Körperoberfläche verbindet.

Eine andere Frage ist die, ob die Spitze des Ductus endolymphaticus auch mit der Verschlußstelle des Hörbläschens zusammenfällt. Es scheint das in der That meistens der Fall zu sein, so bei Säugern und Vögeln (1899 Keibel, 1901 Krause), dagegen trifft es

nicht zu für die Reptilien und Cyclostomen (1899 Poli, 1900 Kupffer, 1901 Krause, 1901 Peter). Dadurch daß diese beiden Fragen miteinander verquickt worden sind, ist ein lebhafter Streit, über die Homologie dieses Ganges entstanden, indem die einen, dem Vorgang Balfour's (1881, A. L. II) folgend für die Homologie mit dem Ausführungsgange des Selachierlabyrinths eintraten (1890 Hoffmann, A. L. III, 8; 1898 Hertwig, A. L. II; 1901 Krause), die anderen mehr oder weniger ablehnend sich verhielten (1898 Hellmann, 1897 Poli, 1898 Netto, 1901 Peter).

Eine Ausnahmestellung unter den Wirbeltieren nehmen in dieser Beziehung die Knochenfische ein, sie besitzen überhaupt keinen Ductus endolymphaticus. Wenn sich bei ihnen das Hörbläschen abgeschnürt hat, ist von einem solchen Gang gar nichts zu bemerken (1887 von Noorden). Das, was man (1872, 1881 Retzius, 1873 Hasse) mit diesem Namen belegte, hat entwickelungsgeschichtlich nichts damit zu thun. Es entsteht erst sehr spät, dann, wenn schon alle anderen Teile des Gehörorgans ausgebildet sind, und stellt einen kleinen, sich aus dem Sacculus ausstülpenden Recessus dar, der nie eine bedeutendere Ausdehnung erlangt und niemals an seinem Ende eine sackförmige Erweiterung trägt. Bei vielen Knochenfischen fehlt das Gebilde auch gänzlich. Man mag es da, wo es vorkommt, als einen Recessus dorsalis sacculi bezeichnen, ein Ductus endolymphaticus ist es aber nicht.

Die Bildung der halbcirkelförmigen Kanäle.

Diejenigen Veränderungen, welche das primitive Hörbläschen nun in der Folge erleidet, spielen sich einerseits an der Pars superior, andererseits an der Pars inferior ab. Die ersteren führen zur Bildung des Utriculus mit den halbcirkelförmigen Kanälen, die letzteren zur Entwickelung des Sacculus mit Lagena und Cochlea. Zunächst soll die Pars superior und ihre Veränderungen abgehandelt werden.

Die Bildungsgeschichte der Bogengänge, die schon von Hch. Rathke (1839, A. L. III, 8; 1861, A. L. II) in den wesentlichen Zügen richtig beobachtet worden ist, läßt in der Reihe der Wirbeltiere zwei differente Typen erkennen. Zu dem einen gehören die Säugetiere, Sauropsiden und Selachier, zu dem anderen die Teleostier und Amphibien. Bei den ersteren handelt es sich wesentlich um Ausstülpungsvorgänge, bei den letzteren um Einstülpungsprozesse. Wir wollen den einen als den Säugertyp, den anderen als den Teleostiertyp bezeichnen (1835 Valentin, A. L. II, 1892 Vogt, A. L. III, 4, 1851 Reissner, 1867 Middendorp, 1869 Böttcher, 1888 Rüdinger, 1868 Rosenberg, 1879 Kölliker, 1887 von Noorden, 1892 Norris, 1890 Villy, 1890 Krause, 1889 His).

Die erste Veränderung, welche die Pars superior erleidet, ist schon früher kurz angedeutet und durch die Figg. 83 und 86 veranschaulicht worden. Man erkennt dort, daß sich zunächst die laterale Wand der primitiven Hörblase nach außen und dorsalwärts ausstülpt. Es wird dadurch der Ductus endolymphaticus von der Epidermis abgedrängt,

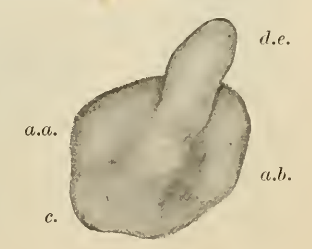


Fig. 87. Modell der Hirnblase eines Kaninchenembryos von 6 mm N.St.L. Medialansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *a.a.* Ampulla anterior. *a.p.* Ampulla posterior. *c.* Ductus cochlearis.

und seine Mündungsstelle kommt, indem diese Tasche dorsalwärts weiterstrebt an die mediale Wand der Hörblase zu liegen. Fig. 87 veranschaulicht diese Verhältnisse an einem etwas älteren Kaninchenembryo. Das Modell ist von der medialen Fläche dargestellt und zeigt, wie der Ductus endolymphaticus an dieser Fläche mündet.

Gleichzeitig oder etwas später als diese erste vertikale Tasche entsteht eine zweite Ausstülpung, die ebenfalls von der lateralen Wand der Hörblase ausgeht, sich aber direkt lateral gegen die Epidermis wendet. Diese zweite, horizontale Tasche erscheint in dem Modell der Fig. 88, das wiederum von einem etwas älteren Kaninchenembryo stammt, als ein querer, über die Mitte der Hörblase verlaufender Wulst. Beide Taschen bilden die ersten Anlagen der halbcirkelförmigen Kanäle, und zwar entstehen aus der vertikalen Tasche die beiden vertikalen Bogengänge, aus der horizontalen Tasche der horizontale Bogengang. Es wird somit für die beiden vertikalen Bogengänge nur eine einzige Tasche angelegt.

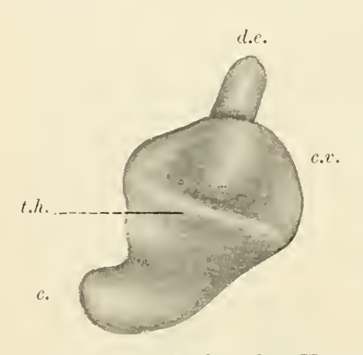


Fig. 88. Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 8 mm N.St.L. Lateralansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *t.v.* Tasche für die vertikalen Bogengänge. *t.h.* Tasche für den horizontalen Bogengang. *c.* Ductus cochlearis.

Dieser Satz gilt für alle Vertreter des Säugertyps mit alleiniger Ausnahme der Selachier; bei ihnen entsteht nämlich für jeden der beiden vertikalen Bogengänge eine besondere Tasche. Die Figg. 89 90 und 91 stellen drei frühe Stadien der Labyrinthentwickelung eines Haifisches dar. In Fig. 89 geht aus dem dorsalen Teil der in der Körperachse etwas in die Länge gezogenen Labyrinthblase der lange Ductus endolymphaticus hervor, dessen Mündungsstelle an der Körperoberfläche mit dargestellt ist. In Fig. 90 ist die frühere dreieckige Form des Hörbläschens völlig verändert, und zwar dadurch, daß sich die laterale Wand in ihrer ganzen Ausdehnung dorsalwärts ausgestülpt hat. Die Abgangsstelle des Ductus endolymphaticus ist nun in der lateralen Ansicht verschwunden, da sie von der vertikalen Tasche ver-

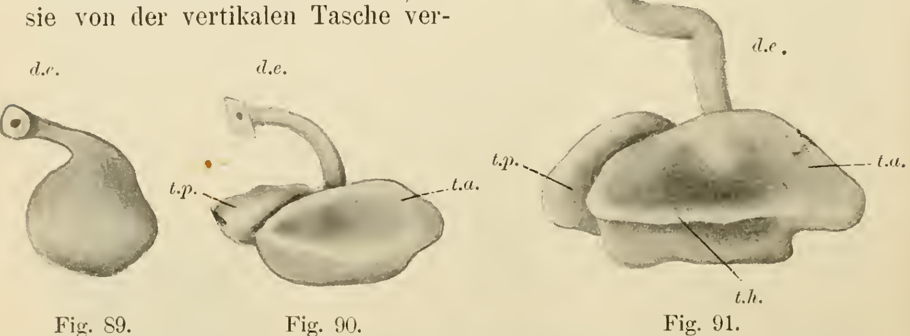


Fig. 89, 90 und 91. Drei Entwickelungsstadien der Hörblase von Scyllium canicul. *d.e.* Ductus endolymphaticus mit seiner Mündungsstelle. *t.a.* Tasche für den vorderen, *t.p.* für den hinteren und *t.h.* für den horizontalen Bogengang.

deckt und sozusagen medial und ventral verschoben ist. Also hier dieselben Verhältnisse wie dort. Der Unterschied liegt nur darin, daß sich an der hinteren Ecke der Hörblase noch eine zweite Ausstülpung gebildet hat, hier ragt ein kolbiger Zapfen vor, die Tasche für den hinteren Bogengang. In Fig. 91 ist die Entwickelung noch weiter vorgeschritten. Die Taschen für den vorderen und hinteren Bogengang heben sich gut voneinander ab, und aus der lateralen Wand hat sich als scharf vorspringende Leiste die horizontale Tasche ausgestülpt.

Die weitere Entwickelung der Bogengänge gestaltet sich nun sehr einfach und geht bei allen Vertretern des Säugertyps genau in derselben Weise vor sich. Je mehr die Taschen an Tiefe zunehmen, um so enger werden sie, ihre Wandungen nähern sich und legen sich schließlich in den mittleren Partieen fest aneinander. Indem die verklebten Stellen des Epithels resorbiert werden, entsteht aus der Tasche ein halbringförmiger Kanal. Diese Vorgänge sollen im folgenden näher erläutert werden.

Die Modelle der Figg. 92 und 93 zeigen uns das Labyrinth eines Kaninchenembryos in der lateralen und medialen Ansicht. Die vertikale Tasche hat bedeutend an Tiefe zugenommen und ungefähr die Form eines gleichschenkeligen Dreieckes. Von der Mitte der Basis zur Spitze zieht auf der medialen Fläche der Ductus endolymphaticus.

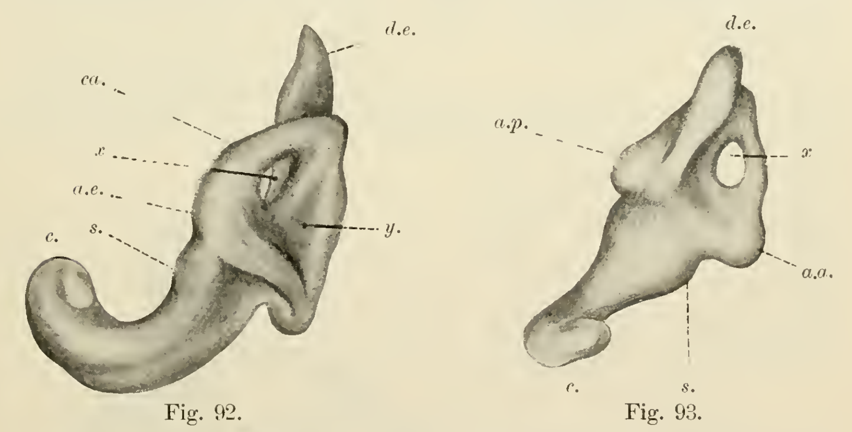


Fig. 92. Fig. 93.

Fig. 92 und 93. Modell der Hörblase eines Kaninchenembryos von 11 mm N.St.L. Fig. 92 Lateralansicht, Fig. 93 Medialansicht. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *ca.* vorderer, *cp.* hinterer Bogengang. *a.a.* Ampulla anterior. *a.p.* Ampulla posterior. *a.e.* Ampulla externa. *s.* Sacculus. *c.* Ductus cochlearis.

Nach vorn von ihm haben sich die Wandungen der Tasche an einer Stelle aneinander gelegt, und das Epithel ist an dieser mit x bezeichneten Stelle resorbiert worden. Es ist so der vordere vertikale Bogengang entstanden. Nach hinten vom Ductus endolymphaticus sind bei y die Wandungen der Tasche schon verklebt, das Modell ist hier stark durchscheinend geworden. Erfolgt auch hier der Durchbruch, so erhalten wir 2 halbkreisförmige Kanäle, welche an der Spitze des Dreieckes zusammenfließen und zwischen sich den Rest der mittleren Partie der ehemaligen vertikalen Tasche als gemeinsamen Schenkel stehen lassen.

Die Basis jenes Bogengangsdreieckes wurde gebildet durch die horizontale Tasche, die ebenfalls an Höhe stark zugenommen hat. Ihre Hauptentwickelung erreicht sie aber erst etwas später. Auch hier legen sich, aber nur an einer Stelle, die Taschenwandungen aneinander. Indem die Verklebung und Resorption des Epithels von der Mitte immer mehr nach der Peripherie der Tasche zu fortschreitet, entstehen so, wie das Fig. 94 zeigt, schließlich die 3 Bogengänge, und zwar als erster der vordere, als zweiter der hintere und als letzter der äußere Bogengang.

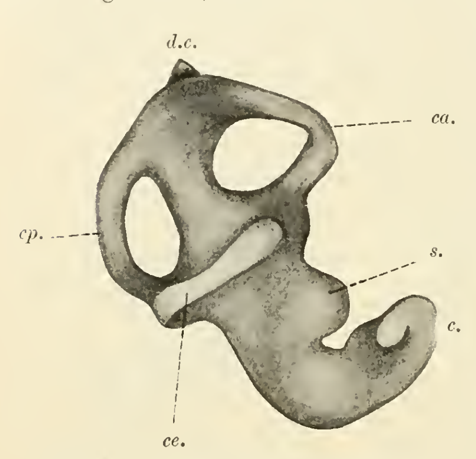


Fig. 94. Labyrinthmodell eines Schweineembryos von 30 mm N.St.L. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *ca.* vorderer, *cp.* hinterer, *ce.* äußerer Bogengang. *s.* Sacculus. *c.* Ductus cochlearis.

Bei den Sauropsiden sind diese Vorgänge ganz dieselben wie bei den Säugetieren. Fig. 95 und 96 stellen zwei Entwickelungsstadien vom Labyrinth der Kreuzotter dar. Fig. 95 entspricht in ihrem Entwickelungsgrade ungefähr der Fig. 92. Auch hier ist der vordere Bogengang bereits durchbrochen, während es bei dem hinteren erst zur Epithelverklebung gekommen ist. Der horizontale Bogengang ist in der Entwickelung noch bedeutend zurück. Die vertikale Tasche drängt gegen den hinteren Bogengang an, durchbricht die Mitte der Tasche, und es schiebt sich schließlich, wie Fig. 96 zeigt das hintere Ende des vertikalen Bogenganges in die Oeffnung des hinteren Bogenganges hinein.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Selachiern.

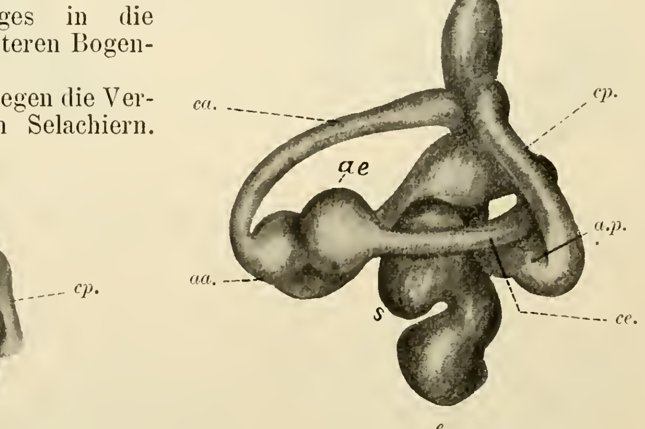


Fig. 95. Labyrinthmodell eines Embryos von Pelias berus. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *ca.* vorderer, *cp.* hinterer, *ce.* äußerer Bogengang. *p.v.* Pars inferior labyrinthi.

Fig. 96. Labyrinthmodell eines Embryos von Pelias berus. Lateralansicht. *d.c.* Ductus endolymphaticus. *ca., cp., ce.* vorderer, hinterer, äußerer Bogengang. *aa., ap., ae.* vordere, hintere, äußere Ampulle. *s.* Sacculus. *c.* Cochlea.

Auch hier entsteht in der Mitte einer jeden der 3 Bogengangstaschen eine Resorptionsstelle, und auch hier schiebt sich der hintere Abschnitt des äußeren Bogenganges in die Oeffnung des hinteren Ganges hinein, nur ist die Reihenfolge der Entwickelung eine andere, indem zuerst der hintere durchbricht und dann der vordere und schließlich der äußere folgt. Der hintere Bogengang erlangt überhaupt bei den Selachiern eine größere Selbständigkeit. Er mündet später durch einen kurzen Kanal in die Labyrinthblase ein.

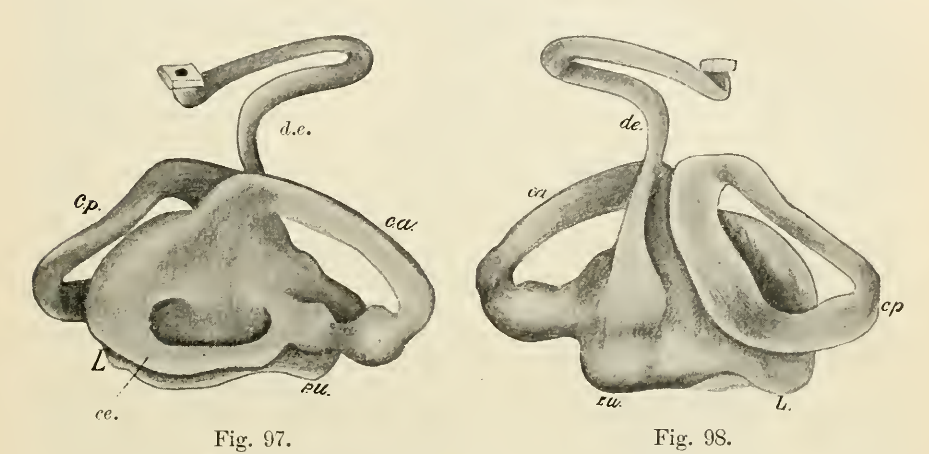


Fig. 97. Fig. 98.

Fig. 97. Modell des Ohrlabyrinthes eines Embryos von Scyllium can. von der lateralen Seite. Fig. 98. Dasselbe von der medialen Seite. *ca.* äußerer, *cp.* hinterer, *ce.* äußerer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *r.u.* Recessus utriculi. *L.* Lagena.

Die Bildung der Ampullen scheint bei allen Wirbeltieren derjenigen der Bogengänge voranzueilen. Schon dann, wenn sich die ersten Spuren der Taschenbildung zeigen, erscheint die vertikale Tasche an ihrem vorderen und hinteren, die horizontale Tasche nur an ihrem vorderen Ende etwas bauchig erweitert. Je mehr sich nun die Tasche vergrößert, um so enger wird sie, wie früher auseinandergesetzt wurde, und um so schärfer setzt sich die junge Ampulle, welche diese Verengerung nicht mitmacht, gegen ihren Bogengang ab.

Die aus einer gemeinsamen Tasche entstehenden beiden vertikalen Bogengänge liegen naturgemäß anfangs in einer Ebene und behalten diese Stellung auch lange Zeit bei. Erst später weichen die beiderseitigen Ebenen voneinander ab, und zwar so, daß der gemeinsame Schenkel immer mehr medialwärts verdrängt wird; sie bilden so zunächst einen lateral offenen, stumpfen Winkel, der sich im Laufe der weiteren Entwickelung bis auf 90° verkleinern kann.

Fragt man sich nach den Ursachen, welche diese Winkelstellung bedingen, so wird man sie wohl in den Wachstumsverhältnissen des Labyrinths zu suchen haben. Es wird den an Umfang stark zunehmenden Bogengängen von seiten der medial gelegenen Teile ein geringerer Widerstand entgegengesetzt als von den lateralen. Indem sich der gemeinsame Schenkel medial verschiebt, können die Bogengänge durch ihre Winkelstellung auf beschränktem Gebiete eine möglichst große Ausdehnung gewinnen. Man kann ganz allgemein sagen,

daß die vertikalen Bogengänge einen um so kleineren Winkel miteinander bilden, je mehr sie in die Länge wachsen.

Dazu kommt noch bei manchen Tieren, z. B. bei den Sauropsiden, ein anderes Moment hinzu. Hier schiebt sich nämlich (cf. Fig. 96) der sich bildende Sacculus in die Oeffnung des horizontalen Bogenganges hinein und drängt so den gemeinsamen Schenkel medialwärts vor.

Wenn wir nun zur Besprechung der Bogengangsbildung bei den Amphibien und Teleostiern übergehen, so finden wir hier etwas abweichende Verhältnisse. Als Beispiel soll das Labyrinth von Trutta fario gewählt werden. Wenn sich die ersten Andeutungen der Bogengangsbildung zeigen, stellt das Hörbläschen der Forelle ein länglich-ovales Gebilde dar, dessen Längsdurchmesser der Körperachse parallel verläuft und sich zum Dorso-ventraldurchmesser ungefähr wie 3 : 2 verhält. Der dorsale Rand der Blase verläuft leicht konvex. Von einem Ductus endolymphaticus ist keine Spur vorhanden. Es tritt nun zuerst in der lateralen Wand, und zwar in der Gegend des vorderen dorsalen Winkels, eine kleine Grube oder, besser gesagt, Delle auf, die sich immer mehr und mehr vertieft.

Etwas später als vorn tritt eine ähnliche Delle auch am hinteren dorsalen Winkel auf, so daß zwischen beiden Gruben die laterale Wand sich etwas nach außen vorbuchtet.

Erst wenn diese beiden Gruben eine beträchtlichere Tiefe erreicht haben, bilden sich auch an zwei korrespondierenden Stellen der medialen Wand ebensolche Gruben, und zwar auch zuerst vorn und später hinten. Indem sich nun die beiderseitigen Gruben immer mehr vertiefen, kommt es zur Verschmelzung des Epithels der lateralen und medialen Wand an zwei Stellen mit nachfolgender Resorption.

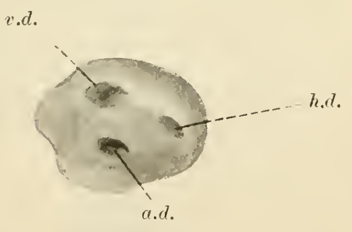


Fig. 99.

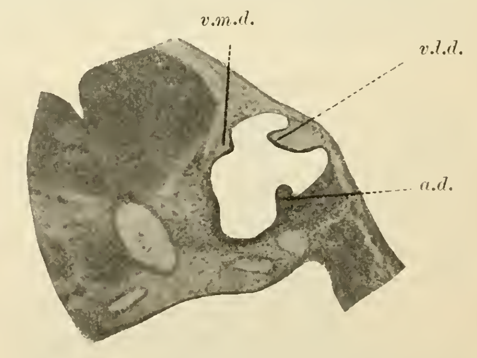


Fig. 100.

Fig. 99. Modell des Ohrbläschens eines Forellenembryos. *v.d.* vordere, *h.d.* hintere, *a.d.* äußere Delle (für den vorderen, hinteren und äußeren Bogengang).

Fig. 100. Schnitt durch den Kopf eines Forellenembryos. *v.l.d.* vorderer Basalzapfen der lateralen Wand. *v.m.d.* vorderer Basalzapfen der medialen Wand. *a.d.* Basalzapfen für den horizontalen Gang (angeschnitten).

Auf Schnitten erkennt man, daß die Entstehung der beschriebenen Gruben dadurch bedingt wird, daß von dem das Hörbläschen umgebenden Mesenchym 4 Zapfen gegen die Hörblasenwandung vordringen. Es entspricht jeder der Gruben ein Mesenchymzapfen. Fig. 100 stellt einen solchen Schnitt dar, welcher der Serie des Modells 99 entnommen ist, und zwar ist der Schnitt durch die beiden vorderen

Gruben hindurchgegangen. Wie das Photogramm erkennen läßt, bestehen diese Zapfen aus einer homogenen, strukturlosen Masse, über welche das umgebende Mesenchym glatt hinweg zieht. Es hat fast den Anschein, als ob die Hörblasenwand geschrumpft sei, doch ist das keineswegs der Fall. von Noorden (1883) hat diese homogene Substanz als Basalmasse bezeichnet und hält sie für ein Abscheidungsprodukt der Epithelzellen der Hörblase. Uns will die Ansicht ansprechender erscheinen, daß die Basalmasse ein Produkt des die Hörblase umgebenden Mesenchyms ist. Sie ist für Farbstoffe sehr unzugänglich und läßt außer einer sehr undeutlichen und häufig fehlenden Streifung keine weitere Struktur erkennen. In späteren Stadien verfällt die Basalmasse zunächst einer bindegewebigen, dann einer knorpeligen Metamorphose.

Auch bei den Teleostiern bildet sich zuerst der vordere Bogengang, dann folgen die beiden anderen ungefähr gleichzeitig nach. Der hintere laterale Basalzapfen spaltet sich nämlich in zwei Teile, von denen der eine, schon beschriebene sich direkt medial, der andere aber sich ventral wendet. Diesem letzteren entspricht ein weiterer Basalzapfen, welcher entsteht in der ventralen Hälfte der lateralen Wand und in den Figg. 99 und 101 bei *a.d.* zu sehen ist. Er wendet sich schräg nach hinten und dorsal und trifft hier mit dem vorher beschriebenen zusammen. Dadurch wird die laterale Wand der Hörblase stark nach außen vorgebuchtet, und es entsteht durch Vereinigung der beiden Zapfen der äußere Bogengang, dessen Ebene zunächst noch nicht horizontal, sondern schräg dorsalwärts verläuft.

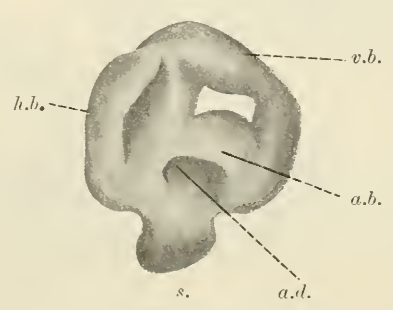


Fig. 101. Modell des Hörbläschens eines Forellenembryos. *v.b.*, *h.b.* und *a.b.* vorderer, hinterer und horizontaler Bogengang, *a.d.* Delle für den letzteren, *s.* Sacculus.

Es werden also für jeden Bogengang der Teleostier zwei Zapfen gebildet, welche die Wandung der Hörblase einstülpen. Von einer eigentlichen Taschenbildung kann hier nicht die Rede sein.

Bei den Amphibien treten an die Stelle der Zapfen Septen, indem sich das Epithel der Hörblase einstülpt oder einfaltet und in das Innere der letzteren vordringt. Es treten so 2 Septen für die beiden vertikalen und ein Septum für den horizontalen Bogengang auf (1890 Villy, 1892 Norris). Bei den Urodelen scheint sich der horizontale Bogengang früher zu entwickeln als die vertikalen.

Die Entwickelung der Pars inferior labyrinthi.

Während sich in der besprochenen Weise die halbcirkelförmigen Kanäle aus der Pars superior der Labyrinthblase herausbilden, treten gleichzeitig weitgreifende Veränderungen der ventralen Partie auf, die im wesentlichen auch zunächst Ausstülpungs- und dann Abschnürungsprozesse sind und bei den meisten Wirbeltieren zu einer Trennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis führen. Diese Veränderungen sind jedoch bei den einzelnen Wirbeltierklassen so verschieden, daß

sie eine gesonderte Besprechung erheischen. Während nämlich die Pars dorsalis des fertigen Labyrinthes in der Wirbeltierreihe, von geringen Differenzen abgesehen, ungefähr die gleiche Ausbildung erkennen läßt, vervollkommnet und kompliziert sich die Pars ventralis, je höher wir in der Wirbeltierreihe steigen, immer mehr.

Bei den Selachiern stülpt sich dann, wenn die Bogengänge in ihren Anlagen deutlich erkennbar sind, die ganze ventrale Partie der Labyrinthblase in Form eines länglichen Wulstes aus (Fig. 90 und Fig. 91), der sich an seinem vorderen und hinteren Ende deutlich von der Pars dorsalis abgesetzt. Er gliedert sich in der Folge (Fig. 102) in drei hinter einander gelegene, durch immer tiefer werdende Furchen getrennte Abschnitte. Der vordere bildet den Recessus utriculi, der mittlere den Sacculus und der hintere die Lagena.

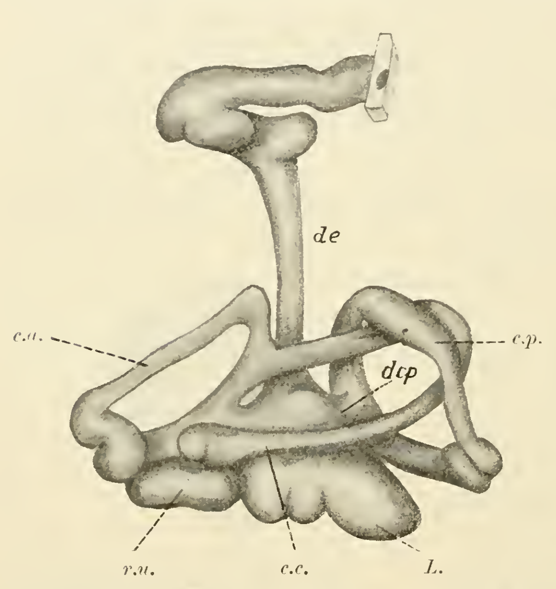


Fig. 102. Modell der Hörblase von Torpedo ocellata (nach HELLMANN 1898). *c.a., c.p.* und *c.e.* vorderer, hinterer und horizontaler Bogengang. *r.u.* Recessus utriculis. *d.c p.* Ductus canalis posterioris. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *L.* Lagena.

Zu einer Trennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis, wie wir das später bei den Knochenfischen sehen werden, kommt es bei den Selachiern gar nicht. Hier münden der vordere und der vertikale Bogengang durch eine spaltförmige Oeffnung, der hintere Bogengang aber durch einen besonderen Kanal, Ductus canalis posterioris, in die Labyrinthblase ein.

Uns erscheint diese Auffassung des Selachierlabyrinths, die von E. H. WEBER (1820) und HELLMANN (1898) vertreten wird, viel ansprechender als die von HASSE (1873) und RETZIUS (1881), welche den in die Labyrinthblase mündenden Abschnitt des vorderen Bogenganges als Utriculus auffassen und ihm den übrigen Teil der Labyrinthblase als Sacculus entgegenstellen. Es würden dann der Recessus utriculi, ebenso wie der hintere Bogengang in den Sacculus und nicht in den Utriculus münden.

Sehr viel einfacher gestaltet sich die Entwickelung der Pars ventralis des häutigen Labyrinthes bei den Knochenfischen, obwohl sie gegenüber den Selachiern einen sehr wesentlichen Fortschritt aufweisen. Schon zu der Zeit, wenn eben die ersten Anzeichen der Bogengangsbildung einsetzen, treibt das Hörbläschen ventralwärts eine Ausstülpung von ungefähr rhombischer Gestalt (Fig. 99). Zunächst zeigt sie das Bestreben, sich caudalwärts auszudehnen, so daß ihre Spitze dann, wenn die Bogengänge völlig durchgebrochen sind, die hintere Ampulle noch überragt (Fig. 101). Beim weiteren Wachstum

aber dehnt sie sich auch cerebralwärts aus und schiebt sich unter dem Boden des Utriculus nach vorn. Dadurch setzt sich die Pars inferior, d. i. der Sacculus, immer mehr gegen die Pars superior, d. i. den Utriculus samt den Bogengängen ab. Noch aber kommunizieren beide durch eine breite Oeffnung miteinander.

Erst bei 25—30 mm langen Forellen verkleinert sich die Kommunikationsöffnung dadurch, daß die sie umgebenden Ränder vom Boden des Utriculus sich einander nähern und schließlich nur noch eine schmale, längliche Oeffnung übrig lassen, deren Längsachse der Körperachse parallel läuft.

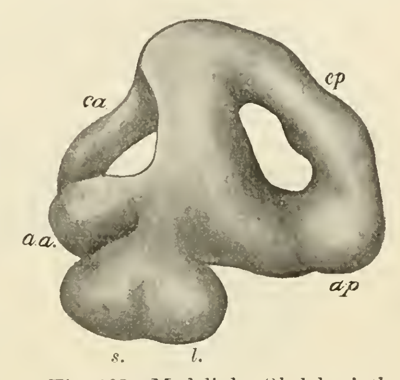


Fig. 103. Modell des Ohrlabyrinths einer jungen Forelle (mediale Ansicht). *c.a.* und *c.p.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *l.* Lagena. *s.* Sacculus.

Es stellt dann der Sacculus der jungen Forelle eine längliche, ovoide Blase dar, die ungefährt doppelt so lang wie hoch und breit ist. Sie ist dem Boden des Utriculus ziemlich dicht angelagert und kommuniziert mit ihm durch einen schmalen Spalt, das Foramen utriculo-sacculare. Das hintere Ende des Sacculus setzt sich durch eine auf der medialen Fläche verlaufende Furche etwas, aber nur undeutlich gegen die Hauptmasse des Bläschens ab, es ist das die Lagena.

Während bei der Forelle der Sacculus dem Boden des Utriculus dicht angelagert ist, entfernt er sich bei anderen Knochenfischen, z. B. bei Cyprinus, Silurus, Anarrhicas etc., mehr oder weniger weit von ihm, und das Foramen utriculo-sacculare kann zu einem langen, engen Kanal, dem Canalis utriculo-saccularis ausgezogen sein.

Wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, besitzen die Knochenfische keinen Ductus endolymphaticus. Das Gebilde, welches man unter diesem Namen beschrieben hat, fehlt einmal einer ganzen Anzahl von Knochenfischen vollständig. Es erreicht niemals eine größere Ausdehnung, und es kommt auch nie an seinem blinden Ende zur Ausbildung eines Saccus endolymphaticus.

Die ersten Andeutungen dieses, wohl am besten als Recessus dorsalis sacculi zu bezeichnenden Gebildes treten auf bei Forellen von 20—25 mm Länge und stehen in Verbindung mit der Verkleinerung des Foramen utriculo-sacculare und Abschnürung des Sacculus vom Utriculus. Es schiebt sich nämlich dabei die mediale Wand des Sacculus hinter der medialen Wand des Utriculus etwas in die Höhe. Es entsteht so eine kleine Ausstülpung des Sacculus, welche in den letzteren medial vom Foramen utriculo-sacculare mit schlitzförmiger Oeffnung mündet. Aus den mitgeteilten Thatsachen geht ohne weiteres hervor, daß sich ein solcher Recessus dorsalis sacculi bei solchen Knochenfischen nicht entwickeln wird, bei welchen das Foramen utriculo-sacculare in einen langen, engen Canalis utriculo-saccularis ausgezogen ist, wie z. B. bei Silurus, Malapterurus und Ostracion.

Die A m p h i b i e n verhalten sich auch in Bezug auf Entwickelung der Pars inferior ganz ähnlich wie die Knochenfische, so daß nicht

näher darauf eingegangen zu werden braucht. Auch hier ist die Pars superior von der Pars inferior immer getrennt, und beide kommunizieren durch einen ziemlich breiten, aber nur sehr kurzen Canalis utriculo-saccularis.

Nur bei den höher stehenden Amphibien tritt noch ein Gebilde auf, welches uns zu den Sauropsiden und Säugern hinüberleitet. Während nämlich bei den Urodelen sich aus dem Sacculus nur die Lagena ausbuchtet, treibt er bei den Anuren noch eine weitere kleine Blase, die Pars basilaris. Die Lagena erscheint schon sehr früh als Aussackung am hinteren Rande des Sacculus und setzt sich bald gegen den vorderen Teil, den eigentlichen Sacculus, durch eine ventralwärts einschnürende Falte ab. Am hinteren Ende der Lagena stülpt sich dann aus ihrer Wand die Pars basilaris als seichte Blase aus. Es stellt so die Pars inferior des Anurenlabyrinths (Fig. 105), vom Hirn aus betrachtet, ein dreiteiliges, unregelmäßig kleeblattförmiges Gebilde dar, dessen vorderstes Blatt, der Sacculus, am größten, dessen hinterstes Blatt, die Pars basilaris, am kleinsten ist.

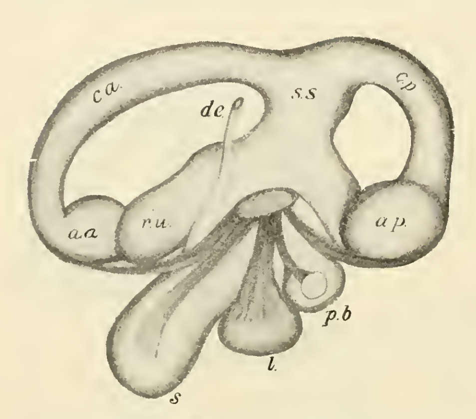


Fig. 104. Häutiges Labyrinth von Bufo vulgaris. *c.a.* und *c.p.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *r.u.* Recessus utriculi. *s.s.* Sinus superior. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *l.* Lagena. *p.b.* Pars basilaris.

Mit der Betrachtung der Entwickelung des Sauropsidenlabyrinths treffen wir auf Verhältnisse, welche sich denen der Säuger nähern, indem es hier zu einer noch vollständigeren Trennung von Utriculus, Sacculus und Lagena oder Cochlea, wie wir sie jetzt nennen, kommt.

Zu der Zeit, zu welcher sich aus dem Labyrinthbläschen die beiden Taschen für die vertikalen und den horizontalen Bogengang ausstülpen (Fig. 95), treibt es ventralwärts eine kurze, schräg nach hinten gerichtete Aussackung. Sie wird zum Teil von der noch in sehr schräger Richtung verlaufenden Tasche für den horizon-

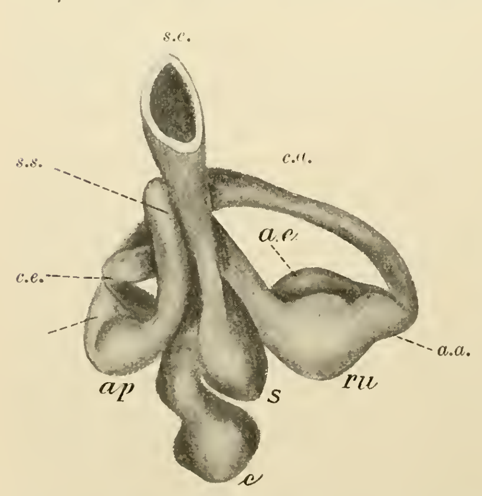


Fig. 105. Modell des Labyrinths eines Kreuzotterembryos. *c.a.*, *c.p.* und *c.e.* vorderer, hinterer und äußerer Bogengang. *a.a.*, *a.p.* und *a.e.* vordere, hintere und äußere Ampulle. *s.s.* Sinus superior. *s.e.* Saccus endolymphaticus. *r.u.* Recessus utriculi. *s.* Sacculus. *c.* Cochlea. - Medialansicht.

talen Bogengang verdeckt und läßt sehr bald eine Sonderung in zwei Abschnitte erkennen. Der eine und zwar der mediale Teil bildet einen rundlichen, flachen, sagittal gestellten Sack, der sich nach hinten gegen die hintere Ampulle mit scharf einschneidendem Winkel absetzt und nach vorn und dorsal in den Ductus endolymphaticus übergeht. Der zweite, laterale Abschnitt ist eine Aussackung der lateralen Wand des vorigen. Er kommt als birnförmiger Körper unter der Tasche des horizontalen Bogenganges hervor und endet in gleicher Höhe mit dem vorigen. Der letztere stellt die Cochlea, der erstere den Sacculus dar.

Die Trennung der beiden Gebilde kommt dadurch zu stande, daß das Bindegewebe in die zwischen beiden verlaufende Rinne einwächst, nach hinten vordrängt und so die untere Cirkumferenz des Sacculus von dem oberen Ende der Cochlea trennt. Beide stehen dann noch durch ein weites Rohr in Verbindung, welches sich aus dem oberen Ende der Cochlea entwickelt und in etwas gebogenem Verlauf in den hinteren, oberen Abschnitt des Sacculus mündet. Der letztere liegt in dieser Entwickelungsphase (Fig. 96) als längliche Blase in der Oeffnung des horizontalen Bogenganges drin, sein oberes Ende steht in weit offener Verbindung mit dem Utriculus, und in den dorsalsten Teil seiner medialen Wand mündet der Ductus endolymphaticus ein.

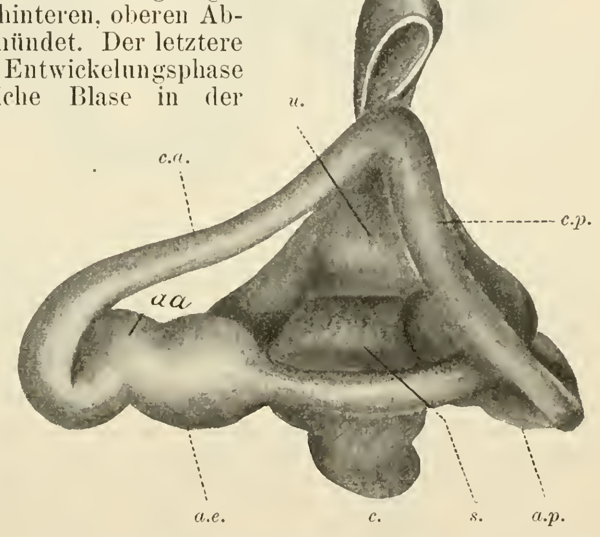


Fig. 106. Modell des Labyrinths eines Kreuzotterembryos kurz vor der Geburt. Lateralansicht. *u.* Utriculus. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 105.

Die weiteren Veränderungen, welche die Pars ventralis durchmacht, bestehen wesentlich darin, daß Cochlea und Sacculus an Größe beträchtlich zunehmen und sich immer weiter voneinander entfernen. Dadurch wird der sie verbindende Gang, Canalis reuniens genannt, in ein enges Rohr ausgezogen. Auch der Sacculus löst sich mehr und mehr vom Utriculus, und das Verbindungsstück zwischen beiden, der Canalis utriculo-saccularis, bildet ebenfalls ein kurzes Rohr.

Der Sacculus stellt so bei der jungen Kreuzotter ein unregelmäßig ovoides Bläschen dar, das innerhalb der Rundung des horizontalen Bogengangs gelegen ist und sich in den Winkel, den die beiden vertikalen Bogengänge miteinander bilden, einschmiegt. Dorsal liegt es dem Utriculus an und ist in zwei kleine Zipfel ausgezogen. In den vorderen Zipfel mündet ein der Ductus endolymphaticus, der dann bogenförmig um den Boden des Utriculus herumzieht. Der hintere Zipfel bildet den Canalis utriculo-saccularis, der in die ventrolaterale

Ecke des Sinus superior utriculi einmündet. Dicht ventral von dem letzteren Kanal kommt aus dem Sacculus heraus der Canalis reuniens: er wendet sich etwas bogenförmig ventralwärts und geht, sich stark

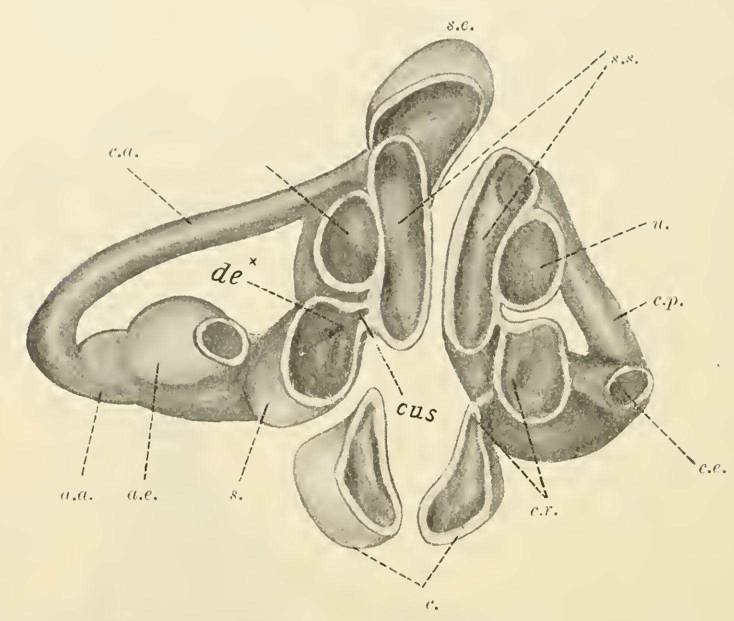


Fig. 107. Modell des Labyrinths einer jungen Kreuzotter kurz nach der Geburt. Lateralansicht. Das Modell ist durch einen Horizontalschnitt halbiert und auseinandergeklappt. *d.e.** Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus. *c.u.s.* Canalis utriculo-saccularis. *c.r.* Canalis reuniens. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 105.

verbreiternd, in die Cochlea über. Diese letztere ist etwas kleiner als der Sacculus und liegt ventral und medial von ihm und mit ihrem dorsalen Ende hinter jenem versteckt.

Bei den Säugern erfährt die Pars inferior des häutigen Labyrinths eine mächtige Ausbildung, indem sich die Cochlea zu einem langen Kanal in 1—4 Windungen spiralig aufwickelt. Es tritt deshalb auch die Pars inferior schon in den frühen Stadien mehr in den Vordergrund. Bei menschlichen Embryonen der 4. Woche, bei Kaninchenembryonen von 6 mm Nacken-Steißlänge hat die Labyrinthblase eine länglich-ovale oder mehr rhomboide Form (Fig. 87). Ihr ventrales Ende ist in einen kurzen, etwas nach vorn abgebogenen Fortsatz verlängert. Er zieht sich in den nächsten Entwickelungsstadien immer mehr hackenförmig aus und krümmt sich dabei zuerst cranial und dann dorsal. In

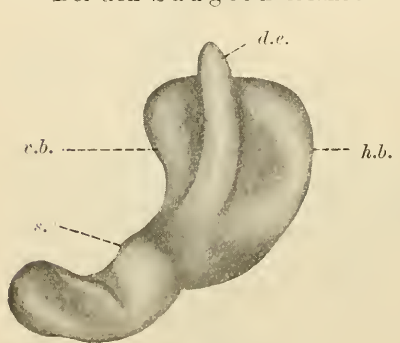


Fig. 108. Modell des Labyrinths eines Schweineembryos von 18 mm N.St.L. Medialansicht. *v.b.* und *h.b.* vorderer und hinterer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *s.* Schnecke.

dem Modell der Fig. 108 hat der neu gebildete Schneckenfortsatz bereits eine drittel Windung beschrieben.

Da, wo er aus der Pars superior hervorgeht, erscheint die mediale Labyrinthwand dicht unter der Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus ausgebaucht, die erste Andeutung des Sacculus. Er macht dann in der Folge eine kleine Verschiebung durch, kommt an die vordere Kante des Schneckenganges zu liegen und wölbt dieselbe deutlich vor (Fig. 92).

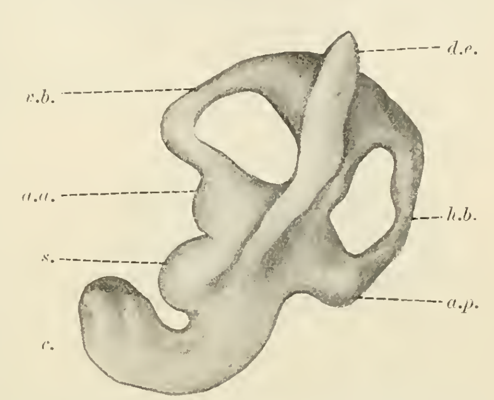


Fig. 109. Modell des Labyrinths eines Schweineembryos von 30 mm N.St.L. *a.b.* und *h.b.* vorderer und hinterer Bogengang. *a.a.* und *a.p.* vordere und hintere Ampulle. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *c.* Cochlea. Medialansicht.

Wenn die Bogengänge völlig abgeschnürt sind, hat der Schneckengang bereits annähernd eine ganze Windung beschrieben. Der Sacculus ragt als dickes, zapfenförmiges Gebilde an der Grenze zwischen Utriculus und Schneckenfortsatz nach vorn vor. In ihn mündet der Ductus endolymphaticus ein.

Die völlige Abschnürung des Sacculus erfolgt erst dann, wenn der Schneckengang bereits zwei Windungen zurückgelegt hat (1889 His), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats. Sie ist deshalb besonders bemerkenswert, weil durch sie eine Einrichtung hergestellt wird, welche das Labyrinth der Säuger von dem aller übrigen Wirbeltiere unterscheidet. Hier trifft nämlich, wie das beistehende Fig. 110 aufs beste demonstriert, diejenige Bindegewebsfalte, welche von vorn her zwischen Utriculus und Sacculus sich eindrängt, gerade auf die Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus. Es wird so das untere Ende dieses Kanals in 2 Schenkel gespalten, von denen der eine, Ductus utriculo-saccularis, in den Utriculus, der andere, Ductus endolymphaticus, in den Sacculus mündet. Es findet so bei den Säugern die Kommunikation zwischen Utriculus und Sacculus auf dem Umweg des Ductus endolymphaticus statt. Es

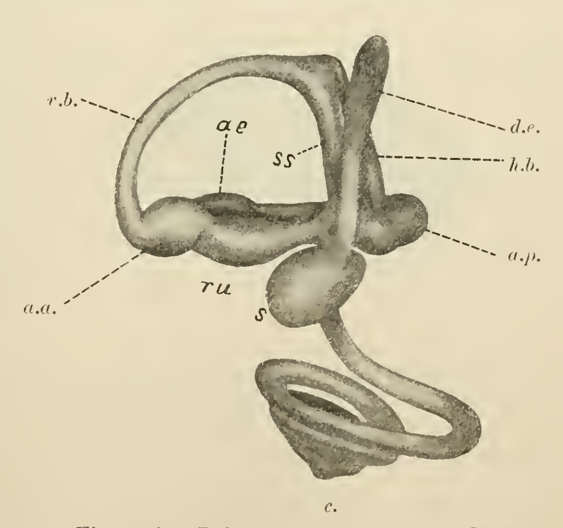


Fig. 110. Labyrinthmodell eines Schweineembryos von ca. 100 mm N.St.L. Medialansicht. *s.s.* Sinus superior. *r.u.* Recessus utriculi. *a.e.* äußere Ampulle. Uebrige Bezeichnung wie Fig. 109.

sind gleichsam die Mündungsstellen der beiden Kanäle noch näher zusammengerückt als bei den Sauropsiden.

Der Schneckengang mündet jetzt noch mit breiter Oeffnung in den Sacculus ein. Später schnürt auch er sich mehr und mehr ab, und zwar durch eine ringförmig sein Ende umfassende Bindegewebsfalte. Indem dieselbe immer weiter vordringt, wird der Verbindungskanal zwischen Sacculus und Schneckengang, der Canalis reuniens, immer enger und enger und wird nach hinten zu überragt von dem kleinen, blindsackförmigen Ende des Schneckenganges, dem Vorhofsblindsack.

Das Labyrinth der Cyclostomen.

Die spärlichen Angaben, welche wir über die Entwickelung des Gehörorgans der Petromyzonten besitzen, lassen erkennen, daß dieselbe bis zu einem gewissen Entwickelungsgrade ganz ähnlich verläuft wie die der Teleostier, nur mit dem Unterschied, daß es sich hier um eine Einstülpung handelt, die eine Zeit lang durch einen Kanal, in dem wir wiederum den Ductus endolymphaticus des erwachsenen Tieres zu sehen haben, mit dem Ektoderm in Verbindung bleibt (1890, A. L. III, 2 Kupffer; 1880, 1881 und 1887 Scott, A. L. III, 2; 1887, A. L. III, 2 Shipley).

Die Bildung der beiden vertikalen Bogengänge erfolgt durch Falten, ähnlich wie bei den Amphibien, welche sich gegenseitig zuwachsen und miteinander verschmelzen. Aber zu einem völligen Abheben der gebildeten Bogengänge von der Labyrinthblase kommt er hier nicht, und damit beginnen die Eigentümlichkeiten des Cyclostomenlabyrinths einzusetzen.

Zunächst scheint das Labyrinth seine primitive Form fast das ganze Larvenleben hindurch zu bewahren, und erst während der Metamorphose kommt es zu weiteren Umbildungen. Dieselben betreffen einmal den dorsalen Abschnitt, hier kommt es zur Bildung einer vertikalen Bogengangstasche, aber nur zu einer sehr unvollkommener Abtrennung der Bogengänge. Aehnlich wie bei den Teleostiern wachsen Balken oder bessergesagt Septen in das Labyrinth ein und trennen die Bogengänge, aber nur in ihrem mittleren Abschnitt von dem Vestibulum ab. Aeußerlich markieren sich die Bogengänge nur als zwei die vordere und hintere Cirkumferenz des Labyrinthbläschens überragende Wülste. Nur der vordere Bogengang ist durch eine von vorn und medial tiefeinschneidende Tasche von der Labyrinthwand abgehoben.

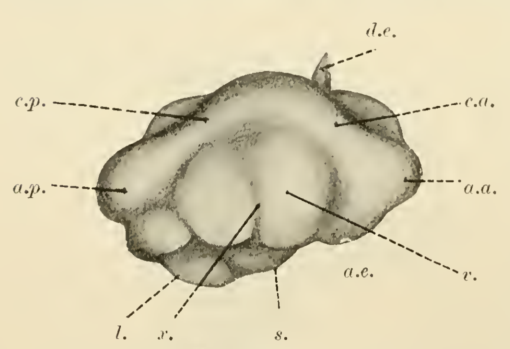


Fig. 111. Modell des Gehörorgans von Petromyzon fluviatilis in lateraler Ansicht. *c.a.*, *c.e.*, *c.p.* vorderer, äußerer und hinterer Bogengang. *a.a.*, *a.c*, *a.p.* vordere, äußere und hintere Ampulle. *l.* Lagena. *r.u.* Recessus utriculi. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *v.* Vestibulum.

Noch weiter zurück in der Entwickelung bleibt der äußere Bogen-

gang, der sich nur dadurch markiert, daß sich die gesamte äußere Labyrinthwand ausstülpt. Zu irgend einer Abtrennung dieser Abschnürung aber kommt es nicht.

Der Ductus endolymphaticus bleibt auch im erwachsenen Labyrinth völlig erhalten (Fig. 112). Er ist nur dünn und kurz, tritt aus der Gehörkapsel an der medialen Fläche heraus und endet sehr bald mit einer ganz geringen Erweiterung. Seine Mündungsstelle liegt im oberen Drittel der medialen Wand des Vestibulum.

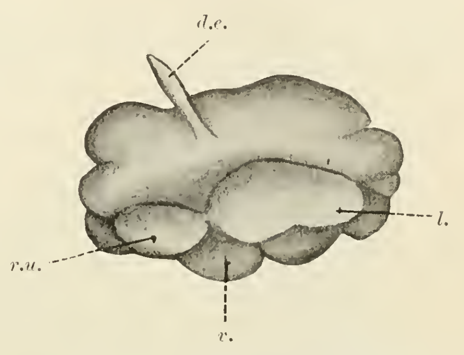


Fig. 112. Modell des Gehörorgans von Petromyzon fluviatilis in medialer Ansicht. Erklärung s. Fig. 111.

Auch bei den Cyclostomen kommt es ebenso, wie bei den Selachiern nicht zu einer Abtrennung der Pars dorsalis von der Pars ventralis. Aus der letzteren stülpt sich ventralwärts eine kleine, ovale Blase aus, der Sacculus mit Lagena. Vorn grenzt an den ersteren eine Ausstülpung des Vestibulums, die man als Recessus utriculi auffassen muß.

Von den Ampullen sind die vordere und hintere gut ausgebildet. An die erstere stößt nach außen zu eine weitere kleinere Ausstülpung, die eine Nervenendstelle enthält und die man als die Ampulle des nicht zur Abschnürung gelangten äußeren Bogenganges auffassen kann. Medialwärts schließt sich an die äußere und vordere Ampulle der Recessus utriculi; es stoßen so drei ampullenartige Erweiterungen hier zusammen, die man auch als Ampulla trifida bezeichnet hat.

Eine Eigentümlichkeit des Petromyzontenlabyrinths besteht darin. daß das Vestibulum durch eine senkrecht zur Längsachse stehende Crista frontalis in eine vordere und hintere Abteilung zerlegt wird. Aeußerlich markiert sich diese Crista durch eine seichte Furche (Fig. 111 x).

In Bezug auf die Entwickelung des Gehörorgans der Myxinoiden sind unsere Kenntnisse bis jetzt noch so lückenhaft, daß sich ein abschließendes Urteil nicht geben läßt. Das Labyrinth der Petromyzonten aber läßt sich ungezwungen dem der Selachier anreihen. und andererseits sprechen manche Thatsachen dafür, daß die Kluft zwischen dem Labyrinth der Petromyzonten und dem der höchststehenden Mollusken keine unüberbrückbare ist.

Die histologische Differenzierung der Nervenendstellen des häutigen Labyrinths.

Wie in einem früheren Kapitel auseinandergesetzt wurde, besitzt die Wand des primitiven Hörbläschens bald nach seiner Abschnürung von der Epidermis an den verschiedenen Stellen eine verschiedene Dicke, doch sind diese Unterschiede vorerst noch nicht sehr erheblich. Am dünnsten ist die Wand immer in der Pars superior und in den lateralen Bezirken, am dicksten in der Pars inferior und vor allem

in ihren medialen Abschnitten. Während dort das Epithel einschichtig und kubisch ist. ist es hier mehrschichtig und cylindrisch.

Dieser medialen Wand liegt meist in ihrem ventralen. vorderen Bezirk äußerlich ein Haufen von Nervenzellen an, der schon recht früh eine Sonderung in zwei Abschnitte erkennen läßt. Wie nun alle Nervenfasern und Nervenzellen des Gehörorgans hervorgehen aus diesem primitiven Acusticusganglion, so leiten sich auch alle Nervenendstellen des häutigen Labyrinths ab von jener Zone mehrschichtigen Epithels an der medialen Wand der Hörblase.

Sobald sich die ersten Anfänge der Bogengangsbildung zeigen, werden die Differenzen in der Wandstärke viel bedeutender. Es bestehen dann, wie das Fig. 113 am oberen und vertikalen Bogengang demonstriert, die Kuppen der Bogengangstaschen aus einer einschichtigen Lage niederer, kubischer oder ganz platter Zellen. Je höher die Taschen werden, um so niedriger wird das Epithel, um so dünner die Wand.

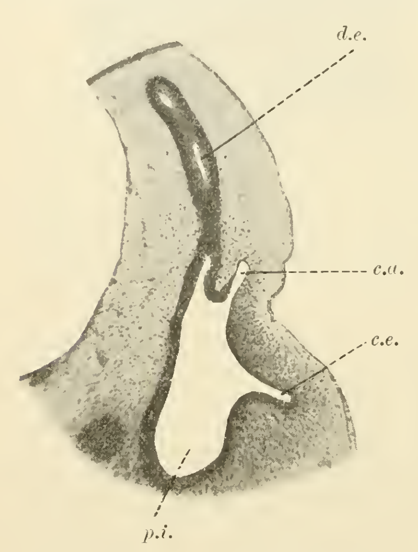


Fig. 113. Horizontalschnitt durch die Labyrinthblase eines Embryos von Scyllium canic. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *c.a.* und *c.e.* vordere und äußere Bogengangstasche. *p.i.* Pars inferior-labyrinthi.

Nur an dem Grund der Taschen. da wo die Ampullen entstanden sind. ist das Epithel höher kubisch geblieben und geht allmählich in das mehrschichtige Epithel über. Das letztere schiebt sich nun in die Ampullen selbst hinein, und je mehr sie sich abschnüren, um so mehr trennt sich das Nervenepithel des Ampullenbodens von seinen Mutterboden los. Hand in Hand damit geht eine Abtrennung der zutretenden Nerven von dem gemeinsamen Stamme.

In der Pars inferior erfolgt die Entwickelung der Nervenendstellen ganz in derselben Weise. Wie bei den einen Tieren (Amphibien und Reptilien) sich der Sacculus früher von dem Utriculus trennt als bei den anderen (Säugetieren), so trennt sich naturgemäß auch die ursprünglich gemeinsame Nervenendstelle früher oder später in einen dorsalen oder utricularen und einen ventralen oder saccularen Anteil. Aus dem ersteren entsteht, wenn sich einmal die 3 Cristae ampullarum abgetrennt, aus dem Rest noch die Macula utriculi, aus dem letzteren entwickelt sich die Macula sacculi, die Papilla lagenae und die Papilla basilaris. Ein kleiner Bezirk vom gemeinsamen Neuroepithel wird bei der Trennung des utricularen vom saccularen Anteil abgesprengt. Es kann diese Nervenendstelle. welche man als Macula neglecta bezeichnet, eine etwas verschiedene Lage einnehmen bei den verschiedenen Tierklassen. Immer aber entfernt sie sich nicht weit von der ursprünglichen Trennungsstelle, dem Canalis utriculo-saccularis.

Wenn sich der Sacculus aus dem oberen Teil der Pars inferior auszustülpen beginnt, verdünnt sich seine laterale Wand immer mehr.

Fig. 114 zeigt diese Verhältnisse an einem Horizontalschnitt durch das Mäuselabyrinth. Hier beginnt sich eben der Sacculus auszustülpen. Während seine laterale Wand dünn ist, erscheint die mediale dick und mehrschichtig. Noch fließen Neuroepithel des Utriculus und Sacculus zusammen, bald aber wird die schon tief einschneidende Falte die Trennung bewirkt haben.

Im weiteren Verlauf der Entwickelung schnürt sich nun bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden die Papilla lagenae ab, und zwar bei den beiden ersteren erst sehr spät, bei den letzteren schon sehr früh, gemäß der höheren Entwickelung, welche hier die Cochlea erfährt. Wie wir sahen, besitzen die Anuren außer der Lagena auch eine Pars basilaris. Mit ihrer Ausstülpung rückt auch ein Teil des Lagenarepithels in sie hinein und bildet die Papilla basilaris.

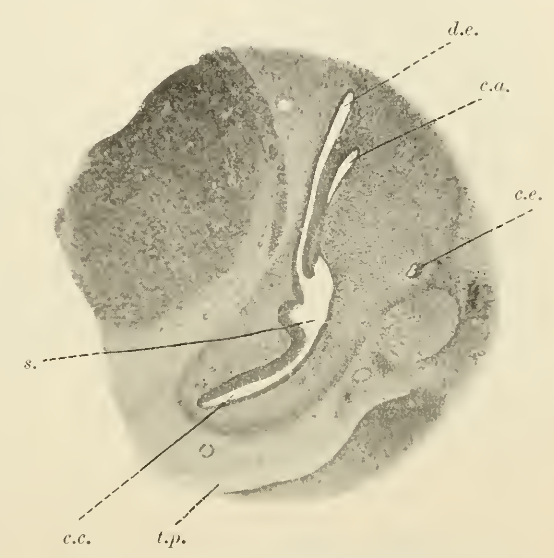


Fig. 114. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Mäuseembryos von 13 Tagen. *c.a.* und *c.e.* vorderer und äußerer Bogengang. *d.e.* Ductus endolymphaticus. *s.* Sacculus. *c.c.* Canalis cochlearis. *t.p.* tubo-tympanaler Raum.

Bei den Sauropsiden sind dagegen die Papilla basilaris und die Papilla lagenae in dieselbe Sacculusausstülpung, die Cochlea, eingeschlossen, und zwar nimmt die Papilla lagenae mehr den ventralen, die Papilla basilaris mehr den dorsalen, also dem Sacculus benachbarten Teil der Cochlea ein.

Je höher wir nun in der Tierreihe von den Anuren an aufwärts steigen, um so mehr verkümmert die Papilla lagenae auf Kosten der Papilla basilaris, bis sie bei den höheren Säugern schließlich überhaupt nicht mehr vorhanden ist. Die Papilla basilaris aber zieht sich, dem stärkeren Längswachstum des Schneckenganges folgend, immer mehr in die Länge und bildet eine bandförmige, spiralig aufgewundene Nervenendstelle, welche den Boden des Canalis cochlearis bedeckt mit Ausnahme eines kleinen Bezirks seines Anfangs- und Endteils, des Vorhofs- und des Kuppelblindsackes.

Es sind nach dem Gesagten also im günstigsten Falle im häutigen Labyrinth 8 Nervenendstellen vorhanden, eine Macula acustica utriculi, 3 Cristae acusticae ampullarum, eine Macula acustica sacculi, eine Papilla basilaris, eine Papilla lagenae und eine Macula acustica neglecta. Das ist der Fall bei den höheren Urodelen, den Anuren und Sauropsiden. Die Selachier, Teleostier und niederen Urodelen besitzen nur 7 Nervenendstellen, da ihnen eine Papilla basilaris fehlt, und bei den höheren Säugern reduziert sich diese Zahl sogar

auf 6, da sie sowohl einer Macula neglecta, als auch einer Papilla lagenae entbehren.

Eine Ausnahmestellung scheinen die Gymnophionen, wenigstens Coecilia annulata, zu bilden. Bei ihr fanden die Vettern Sarasin (1887—1890) außer den 8 Nervenendstellen der Anuren noch eine neunte, am Boden des Utriculus gelegene, die sie als Macula acustica fundi utriculi bezeichneten.

Wenn wir vorläufig einmal von dem Corti'schen Organ absehen, so bestehen die sämtlichen Nervenendstellen des Labyrinths aus zwei Zellarten, die mit geringen Unterschieden bei allen Wirbeltieren ungefähr denselben Bau aufweisen, aus ovalen, flaschenförmigen Neuroepithelzellen und aus länglichen, mehr oder weniger cylindrischen Stützzellen. Beide entstehen durch Umbildung der ursprünglich gleichartigen Cylinderzellen der Labyrinthwand. Es ist das derselbe Prozeß, der in den Centralorganen Nervenzellen und Gliazellen, in der Retina einerseits die verschiedenen Arten der Sehzellen, wie Stäbchenzellen. Bipolaren, Spongioblasten etc., andererseits Müller'sche Fasern entstehen läßt.

Es reicht diese Differenzierung der Zellen der Nervenendstellen bis in eine frühe Zeit zurück und macht sich schon dann bemerkbar, wenn sich die einzelnen Nervenendstellen noch nicht völlig voneinander getrennt haben. Den Anstoß zu dieser Differenzierung giebt das Einwachsen der Nervenfasern aus den Acusticusganglien in die Labyrinthwand.



Fig. 115.



Fig. 116.

Fig. 115 u. 116. Nervenendigung in den Cristae und Maculae acusticae zweier Lachsembryonen (5 mm u. 25 mm).

Es sind jene Ganglien ja, wie früher erwähnt wurde, der Labyrinthwand äußerlich dicht angelagert, und sie bestehen aus Nervenzellen, welche nach zwei Seiten hin Ausläufer senden, deren einer später die Rolle des zuleitenden Dendriten, der andere die des ableitenden Neuriten übernimmt. Der erstere, der uns hier allein interessiert, wächst aus dem peripheren Ende der Zelle hervor und strebt der nahe gelegenen Labyrinthwand zu, die dem Ganglion ja gerade ihren nervösen Bezirk zukehrt. Sobald oder kurz bevor der Dendrit in die Nervenendstelle gelangt, verzweigt er sich mehrmals, und seine einzelnen Zweige treten nun in Verbindung mit den Epithelzellen.

Man kann diese Vorgänge am besten bei Embryonen von Knochenfischen beobachten (1896 Krause). Da im Laufe der Entwickelung

immer mehr Dendriten in jede Nervenendstelle eintreten, so zeigt nicht selten ein und dasselbe Präparat die verschiedensten Stadien. Die nebenstehenden Figg. 115 und 116 demonstrieren solche Fälle von Lachsembryonen. Die Nervenfaser erleidet, sobald sie in das Epithel eingetreten ist an ihrem freien Ende Veränderungen, die zunächst darin bestehen, daß sich dieses Ende verdickt und napfförmig aushöhlt. Sie zeigt so jene primitive Form, welche denjenigen Fasern zukommt, die zu einfachen Tastzellen der Epidermis hingehen, wie wir sie an anderen Orten, z. B. im Schweinsrüssel, kennen. Die napfförmige Höhlung der Endkeule schmiegt sich auch hier an das Ende einer Epithelzelle an. Bald aber ändert sich und kompliziert sich das Bild, indem aus dem Näpfchen zahlreiche feinste Fibrillen hervorschießen, welche die Epithelzelle oder Neuroepithelzelle, wie wir sie jetzt nennen müssen, allseitig umspinnen. Mit fortschreitender Entwickelung wird das Netz immer dichter, und es kommt so ein außerordentlich inniger Kontakt zwischen dem Dendriten und der percipierenden Epithelzelle zu stande.

In den Cristae acusticae ist das Verhalten etwas anders als in den Maculae. Hier handelt es sich nicht um feine Fibrillen, welche den Kontakt vermitteln, sondern mehr um gröbere, kurze, gedrungene Fortsätze, die in ihrer Gesamtheit einer Vogelkralle nicht unähnlich sehen und an gewisse Kontaktvorrichtungen an den Zellen der Kleinhirnrinde oder des Trapezkerns erinnern.

Die Einwanderung der Nerven in das Epithel der Hörblase ist begleitet von Veränderungen, welche die Epithelzellen erleiden, oder richtiger gesagt, ist das letztere die Folge des ersteren. Sie manifestieren sich dadurch, daß aus jeder Zelle feine Häärchen hervorschießen und in das Innere der Hörblase hineinragen. Sie legen sich bald zusammen zur Bildung eines langen Spießes oder einer Geißel. Auf der freien Fläche trägt jede Neuroepithelzelle eine kleine Scheibe, sie setzt sich nach außen in die Geißel, in das Zellinnere in einen kleinen Conus fort. Es stimmen diese Zellen in ihrem Bau nach den Untersuchungen von Fürst (1900) ganz mit den Flimmerzellen überein.

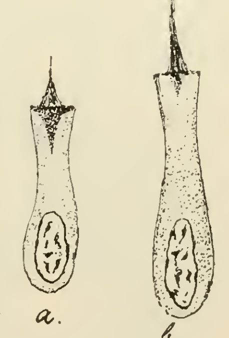


Fig. 117. Haarzellen. a aus der Macula acustica, b aus der Crista acustica eines Lachsembryos von 150 Tagen (nach Fürst 1900).

Was die Form der Nervenendstellen anlangt, so entwickeln sich dieselben entweder zu größeren oder kleineren, flachen, über ihre Umgebung nur wenig hervorragenden Epithelerhebungen, wir bezeichnen sie dann als Maculae acusticae, oder zu den stärker prominierenden, knopfförmigen Papillen oder zu hohen, kammartigen Bildungen, Cristae, oder schließlich zu langen, verschieden hohen, bandartigen Streifen, wie das Corti'sche Organ der höheren Sauropsiden und Säuger. Als Beispiele demonstrieren uns die Fig. 118 und 119 die Macula acustica sacculi und die Crista acustica der vorderen Ampulle eines fast ausgetragenen Meerschweinchenfoetus.

An beiden Präparaten erkennt man auf den Hörhaaren aufliegend resp. mit ihnen verbacken eine homogene oder streifige Schicht, die

auf der Macula die Form einer Platte, auf der Crista die eines Hutes hat. Wir bezeichnen sie dort als Otolithenmembran, hier als Cupula terminalis. In Bezug auf die letztere dürfte wohl die Anschauung zutreffen, daß es sich um ein Kunstprodukt handelt (1878 und 1881 HENSEN). Ueber die Entstehung der Otolithenmembran, welche die kleinen Hörsteinchen, Otolithen oder Otokonien, einschließt, läßt sich bis jetzt etwas Sicheres noch nicht sagen.

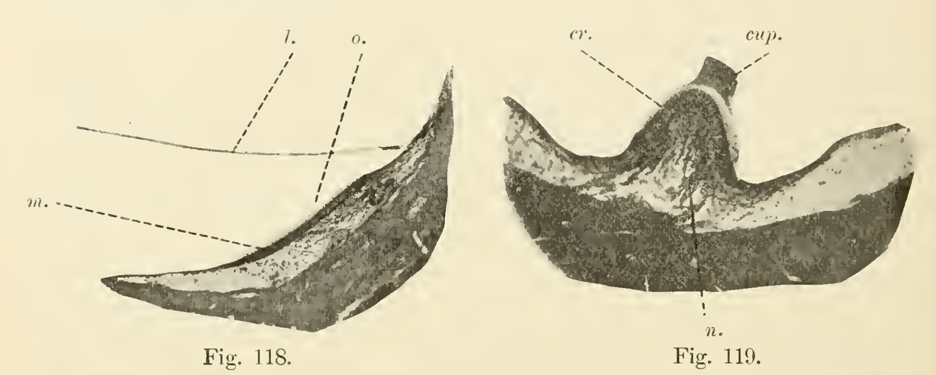


Fig. 118. Fig. 119.

Fig. 118 Macula sacculi. Fig. 119 Crista acustica ampullae ant. eines neugeborenen Meerschweinchens. *l.* laterale Wand des Sacculus. *m.* Macula sacculi mit der Otolithenmembran *o.* *cr.* Crista acustica mit der Cupula terminalis *cup* *n.* Nervenfasern.

Auch über die Entwickelung der Otolithen herrscht noch völliges Dunkel. Sie erreichen z. B. bei den Fischen eine recht ansehnliche Größe, und hier gelingt es auch, wenigstens Spuren ihrer Entwickelung zu verfolgen. Man sieht hier in den cylindrischen Zellen des Sinnesepithels kleine Körperchen nahe der Oberfläche liegen. Sie werden anscheinend aus den Zellen ausgestoßen und bilden die Grundlage für die Entstehung der Otolithen, indem sich um sie herum aus der kalkreichen Endolymphe die Kalksalze Schicht um Schicht ablagern. Auch FOL hat etwas Aehnliches bei Mollusken beobachtet, doch läßt er den Otolithen in der Zelle selbst zu ansehnlicher Größe anwachsen und sich dann von der letzteren abschnüren. Etwas derartiges kommt nach unseren Untersuchungen bei Wirbeltieren sicherlich nicht vor.

Die Entwickelung des Corti'schen Organs.

In dem folgenden soll nun noch eingehend über die Entwickelung des CORTI'schen Organs gehandelt werden, derjenigen Nervenendstelle, welche die höchste Ausbildung im Gehörorgan erlangt. Es leitet sich dasselbe her von jener kleinen, zuerst bei den höheren Amphibien auftretenden Papilla basilaris, welche sich bei den Sauropsiden an den Eingang zur Cochlea lagert. Wir wollen ihre Entwickelung bei einem Reptil, der Kreuzotter, etwas näher ins Auge fassen.

Die Figg. 120, 121 und 122 stellen 3 Stadien der Labyrinthentwickelung der Kreuzotter dar. Die erste ist einem Schnitt derjenigen Serie entnommen, aus welcher das Modell der Fig. 105 rekonstruiert ist. Man sieht hier zunächst medial 2 kleine Querschnitte, von denen der

obere dem Sinus superior des Utriculus, der untere dem hinteren Ende des horizontalen Bogenganges entspricht. Der laterale Abschnitt des letzteren ist in dem Querschnitt oben rechts getroffen. Die 3 zusammenhängenden Schnitte in der Mitte gehören dem Sacculus und der Cochlea an. Der Canalis reuniens ist gerade noch angeschnitten. In der Cochlea erkennt man leicht 2 Nervenendstellen, die eine nimmt den ventralen Teil der medialen Wand ein und greift zum Teil auch noch auf die laterale über, es ist die Papilla lagenae. Die andere ist mehr dorsal gelagert, der Mündung des Canalis reuniens benachbart, es ist unsere Papilla basilaris. Sie besteht schon aus den 2 Arten von Zellen, ragt aber nur sehr wenig über die Oberfläche hervor. Medial von ihr scheint das Bindegewebe etwas aufgelockert, die erste Andeutung des sich hier entwickelnden perilymphatischen Raumes.

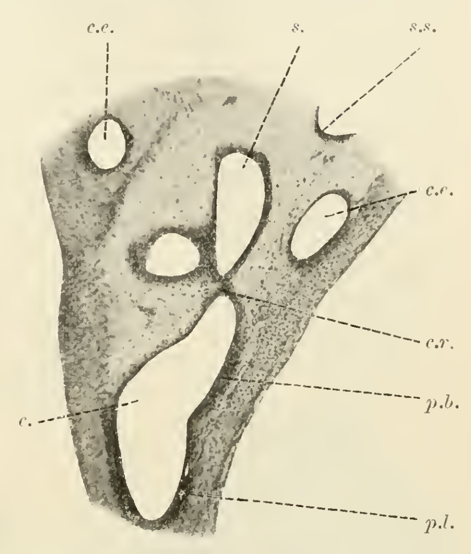


Fig. 120. Schnitt durch das Labyrinth eines Kreuzotterembryos (Modell 105). *c.e.* äußerer Bogengang. *s.* Sacculus. *s.s.* Sinus sup. *c.* Cochlea. *p.b.* Papilla basilaris. *p.l.* Papilla lagenae.

Fig. 121 ist derjenigen Serie entnommen, aus welcher das Modell der Fig. 106 rekonstruiert ist, und stellt die entsprechende Stelle der anderen Seite dar. Beim Vergleich beider Figuren wird man leicht in den beiden großen dorsalen Querschnitten den Sinus superior und den lateral davon gelegenen Utriculus erkennen. Dann folgt ventral der Sacculus, der mit seinem kleinen Ductus utriculo-saccularis auf den Sinus superior zustrebt. Ganz lateral erscheint der horizontale Bogengang geschnitten, und die ventrale Partie des Schnittes nimmt wieder die Cochlea ein. In diesem Stadium hat nun die Ausbildung der Papilla basilaris weitere Fortschritte gemacht. Am meisten in die Augen springt das Auftreten des perilymphatischen Rau-

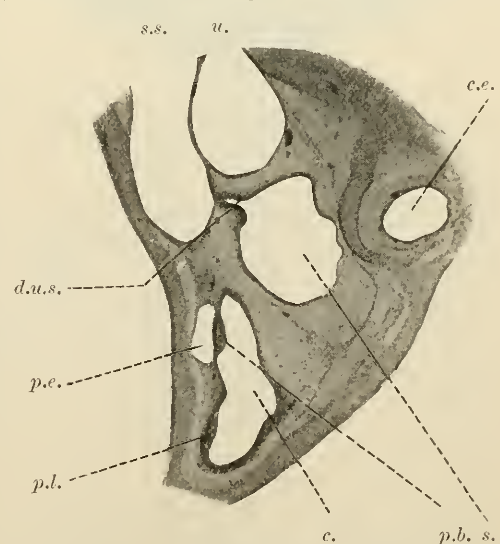


Fig. 121. Schnitt durch das Labyrinth einer Kreuzotterembryos (Modell 106). *d.u.s.* Ductus utriculo saccularis. *u.* Utriculus. *p.e.* perilymphatischer Raum. Sonstige Bezeichnung wie Fig. 120.)

mes. der im vorigen Schnitt ja nur eben angedeutet war. Er stellt einen ovalen Querschnitt dar, der zwischen der medialen Wand der knorpeligen Gehörkapsel und dem dorsalen Abschnitt der Cochlea liegt. Da, wo er der letzteren anliegt, hat sich ihre Wand verdünnt und ist als Membrana basilaris zwischen perilymphatischem Raum und Cavum cochleae ausgespannt. Nach innen liegt der Membrana basilaris die Papilla basilaris auf. Sie stellt in diesem Statium einen ungefähr 0,2 mm langen Wulst dar, der aber weder die ganze Länge, noch, wie die Figur zeigt, die ganze Breite der Membrana basilaris bedeckt. Die Papilla springt sehr gut über die Oberfläche hervor, nach den Seiten fällt das Epithel langsam ab und zeigt einen deutlichen Härchenbesatz.

Fig. 123 endlich stellt einen Schnitt durch die Cochlea der jungen, wenige Tage alten Kreuzotter dar. In den Verhältnissen der Papilla basilaris hat sich wenig geändert. Sie hat an Größe nur ganz unbedeutend zugenommen, dagegen hat der perilymphatische Raum und mit ihm die Membrana basilaris eine so bedeutende Vergrößerung erfahren, daß die Papilla basilaris knapp die Hälfte der Membrana basilaris bedeckt.

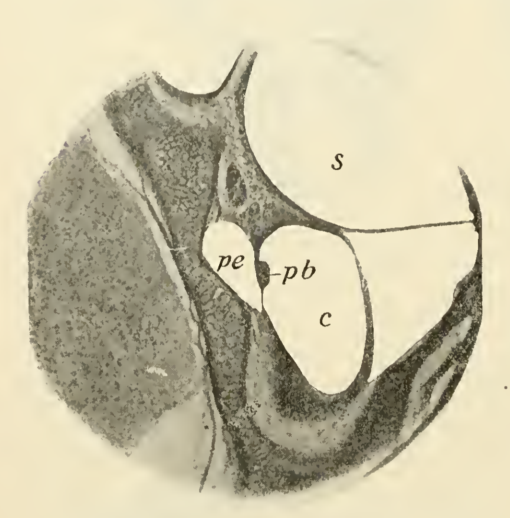


Fig. 122. Schnitt durch das Labyrinth einer jungen Kreuzotter. (Bezeichnung wie in voriger Figur.)

Was den feineren Bau der Membrana basilaris anbetrifft, so besteht sie aus 3 Schichten. Die cochleare Fläche ist bedeckt von einem niedrigen kubischen Epithel, welches sich einerseits in das niedrige kubische Epithel der Cochlea, andererseits in das Epithel der Papilla basilaris fortsetzt. Nach dem perilymphatischen Raum zu ist die Membran bedeckt von einem endothelartigen, einschichtigen Ueberzug platter Zellen. Zwischen beide schiebt sich eine strukturlose homogene Schicht ein, die später die eigentliche Grundschicht der Membrana basilaris bildet.

Der perilymphatische Raum, der medial der Membrana basilaris anliegt und den wir im Vergleich mit den Verhältnissen bei den Säugetieren auch als Scala tympani bezeichnen können, entsteht immer in dieser Gegend. Er bildet bei der jungen Kreuzotter einen Kanal, welcher an der medialen Wand der Cochlea in cranio-caudaler Richtung verläuft, vorn blind endigt, sich um das hintere Ende der Cochlea herumschlägt und hier in dem Winkel zwischen Cochlea und Sacculus in einen zweiten, aber zu dieser Zeit noch wenig ausgebildeten, die laterale und dorsale Fläche des Sacculus und Utriculus umgebenden perilymphatischen Raum übergeht. Beim erwachsenen Tier werden so die sämtlichen Teile des häutigen Labyrinths von einem System perilymphatischer Räume umgeben, das in den oben beschriebenen, als

Ductus perilymphaticus bezeichneten Kanal übergeht. Er verläuft, wie wir sahen, an der medialen Wand der Cochlea, in deren knöchernen Wand er sich, wie das Fig. 122 andeutet, eine Rinne gräbt. Durch das Foramen rotundum tritt er aus der Ohrkapsel heraus, schwillt zu einem Saccus perilymphaticus an und kommuniziert mit den subarachnoidealen Räumen des Gehirns.

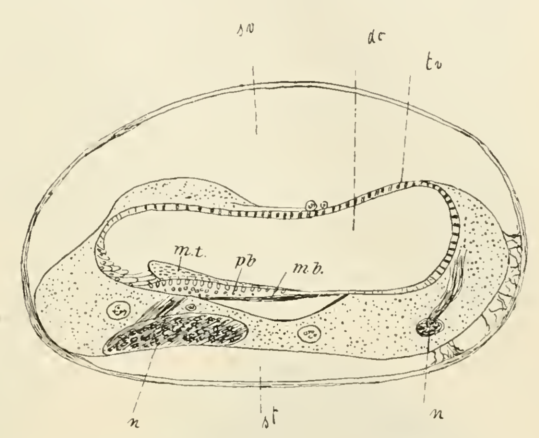


Fig. 123. Schnitt durch den Ductus cochlearis der Taube (nach RETZIUS 1881). *d.c.* Ductus cochlearis. *p.b.* Papilla basilaris. *m.t.* Membrana tectoria. *n.* Nerv. *s.v.* Scala vestibuli. *s.t.* Scala tympani.

Wenn wir uns nun in der Wirbeltierreihe aufwärts bewegen, so finden wir bei gleichartigem Entwickelungsmodus ein immer stärkeres Anwachsen der Pars basilaris. Sie stellt schon bei den Crocodilinen einen langen, bandartigen Streifen dar, der einer Membrana basilaris aufsitzt. Die letztere ist eingelassen in einen Knorpelrahmen. Medial von der Membrana basilaris liegt wiederum die Scala tympani, lateral von der gegenüberliegenden Cochleawand eine mit der vorigen kommunizierende Scala vestibuli, deren Anfängen man auch schon bei den Ophidiern begegnet.

Wenn bei den Vögeln die häutige Cochlea in den engen knöchernen Schneckenkanal eingeschlossen ist, enthält der letztere auf dem Querschnitt 3 Scalen. Am weitesten lateral liegt die Scala vestibuli, am weitesten medial die Scala tympani und zwischen ihnen eingeschlossen die Scala media, die häutige Cochlea. Diejenige Wand der letzteren, welche an die Scala vestibuli angrenzt, ist zu einer dünnen, stark vascularisierten Membran ausgespannt, Tegmentum vasculosum. Die Papilla basilaris, jetzt auch schon als CORTIsches Organ bezeichnet, hat noch mehr an Länge zugenommen. Am Ende der Cochlea, ihre Spitze einnehmend, sitzt die Papilla lagenae.

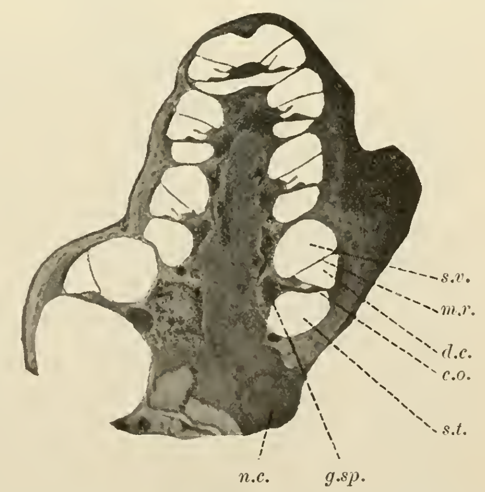


Fig. 124. Längsschnitt durch die Schnecke des jungen Meerschweinchens. *d.c.* Ductus cochlearis. *c.o.* CORTI'sches Organ (Papilla basilaris). *m.r.* REISSNER'sche Membran. *s.v.* Scala vestibuli. *s.t.* Scala tympani. *n.c.* Nervus cochleae. *g.sp.* Ganglion spirale.

Von den Vögeln zu den Säugern ist nur ein kleiner Schritt. Hier wird das Bild

nur dadurch kompliziert, daß sich der Ductus cochlearis, umgeben von seinen beiden Scalen, in Schneckenwindungen um den knöchernen Modiolus legt. Diese Windungen machen die zugehörigen Ganglienzellen ebenfalls mit und werden als Gangl. spirale in einen besonderen knöchernen Kanal des Modiolus eingelagert. Jede Schneckenwindung zeigt, grob anatomisch betrachtet, dieselben Verhältnisse wie bei den Vögeln; in der Mitte den häutigen Schneckenkanal, eingeschlossen von seinen beiden Scalen, welche in der Schneckenspitze, dem Helicotrema, ineinander übergehen. Die Scala vestibuli wird von dem Ductus cochlearis durch eine feine, von innen nach außen schräg ansteigende Wand geschieden, die Membrana Reißneri, während auch hier wieder die Membrana basilaris den Ductus cochlearis von der Scala tympani trennt. Ihr auf liegt das Corti'sche Organ, mit dessen Entwickelung bei den Säugetieren wir uns nun beschäftigen wollen.

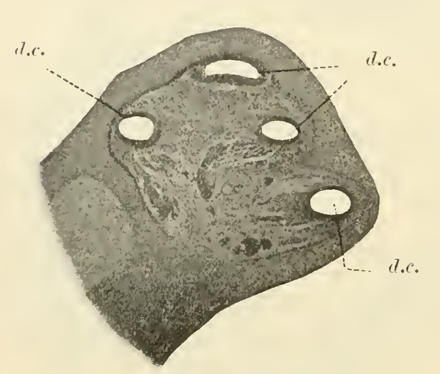


Fig. 125.

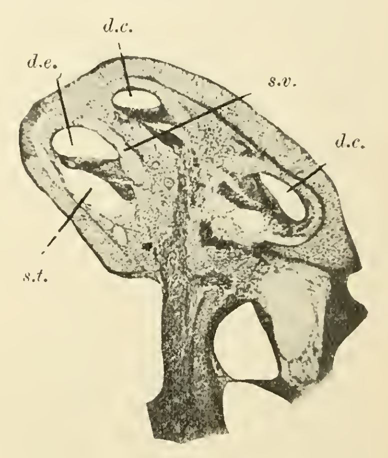


Fig. 126.

Fig. 125. Schnitt durch die Schnecke eines 3—4 cm langen Meerschweinchenembryos. *d.c.* Querschnitte des Ductus cochlearis.

Fig. 126. Längsschnitt durch die Schnecke eines fast ausgetragenen Mäusefoetus. *d.c.* Querschnitte des Ductus cochlearis. *s.t.* Scala tympani. *s.v.* Scala vestibuli.

Fig. 125 stellt einen Schnitt durch die Schnecke eines 3—4 cm langen Meerschweinchenembryos dar. Es erscheint der Ductus cochlearis viermal getroffen in Form eines ovalen Querschnittes. Der Boden eines jeden solchen Querschnittes wird gebildet aus cylindrischen Zellen, deren Höhe von innen nach außen kontinuierlich abnimmt. Die Zellen liegen in einfacher Schicht nebeneinander und ihre Kerne der Zellbasis etwas näher als der Zelloberfläche. Nach außen ist die Schnecke von der knorpeligen Schneckenkapsel umhüllt. In der Schneckenachse erscheint der Nerv. cochlearis getroffen mit dem Ganglion spirale, von dem aus die einzelnen Nervenzweige zu dem Boden des Ductus cochlearis hinziehen. Im übrigen wird das Innere der Schnecke von mesenchymatösem, reich vascularisiertem Gewebe ausgefüllt. Eine bedeutend weiter gehende Differenzierung weist die Schnecke in Fig. 126 auf. Hier ist der Ductus cochlearis dreimal getroffen. Zunächst hat sich die Form geändert, der Kanal erscheint auf dem Querschnitt nicht mehr oval, sondern mehr dreieckig. Die Spitze des

Dreiecks sieht nach innen, die Basis nach unten, die Schnecke aufrecht stehend gedacht.

Die auffallendsten Veränderungen hat das Mesenchym im Innern der Schnecke erlitten. Es sind nämlich Hohlräume in ihm entstanden, welche sich dem Boden des Schneckenkanals anlagern. Sie bilden in ihrer Gesamtheit einen der Membrana basilaris angelagerten Kanal, der zunächst in der Basalwindung entsteht und im Laufe der Entwickelung immer weiter bis in die Schneckenspitze in die Höhe steigt. Die so gebildete Scala tympani ergießt sich am Vorhofsblindsack in der Nähe der Fenestra rotunda in jenen großen perilymphatischen Raum, welcher den Sacculus umgiebt. Wie von den beiden Scalen die Scala tympani phylogenetisch die ältere ist, so ist sie es auch ontogenetisch.

Während sie nämlich in den untersten Abschnitten der Schnecke schon eine recht bedeutende Entwickeluug zeigt, erblickt man von der Scala vestibuli vorerst nur Spuren. Unsere Abbildung weist nur in der Basilarwindung eine beginnende Lichtung des über dem Ductus cochlearis gelegenen Mesenchyms auf. Je weiter die Entwickelung fortschreitet, um so mehr bildet sich auch diese Vorhofstreppe aus, bis die beiden Scalen dann in der Schneckenspitze zusammentreffen. Die Scala vestibuli mündet ebenfalls in jene große Cisterna perilymphatica, aber mehr an der hinteren Seite des Sacculus.



Fig. 127. Der Boden des Ductus cochlearis der ersten Windung des vorigen Präparats bei stärkerer Vergrößerung. *kw.* und *gw.* großer und kleiner Epithelwulst. *s.t.* Scala tympani. *s.v.* Scala vestibuli. *v.sp.* Vas spirale.

Was die feineren Vorgänge bei der Scalenbildung anlangt, so beruhen sie wesentlich auf einer Verflüssigung des noch aus embryonalem Gallertgewebe bestehenden Mesenchyms. Die sternförmigen Zellen fallen dabei einer Fettmetamorphose anheim, die zu ihrem Zerfall führt (1869 Boettcher). Die äußersten Bindegewebszellen lagern sich dann dicht aneinander und bilden eine Schicht, welche den Raum in Form eines Epithels abschließt.

Wenn wir uns nun speciell zur Beschreibung des Baues des Corti'schen Organs in diesem Stadium wenden, so wollen wir den Boden des Ductus cochlearis bei stärkerer Vergrößerung durchmustern. Wir sehen in Fig. 127, daß das Epithel an dieser Stelle 2 ungleich große Erhebungen nach dem Inneren des Ductus cochlearis zeigt, eine kleinere, äußere und eine größere, innere. Wir bezeichnen die erstere als den kleinen, die letztere als den großen Epithelwulst. Der letztere besteht aus langen cylindrischen Zellen, deren Kerne im unteren Drittel ihrer Länge gelegen sind. Es entsteht so nach dem Lumen zu eine breite kernfreie Zone. Nach innen liegt den Zellen ein feiner, längsgestreifter Saum auf, der sich über den ganzen großen Epithel-

wulst herüber erstreckt und so eine Art Cuticularmembran darstellt, welcher in dem CORTI'schen Organ später eine hohe Bedeutung zukommt.

Da, wo der große Epithelwulst in den kleinen übergeht erscheint in dem Epithel eine helle Stelle von dreieckiger Form. Die Spitze sieht nach dem Ductus cochlearis, die Basis nach der Scala tympani. Sie wird flankiert von 2 langen, cylindrischen Zellen, welche mit ihren oberen Enden einander berühren, mit den unteren auseinanderweichen. Die äußere jener beiden Zellen zeigt eine mehr schräge, die innere eine mehr steile Lage, wir bezeichnen sie in der Folge als die beiden Pfeiler und sprechen von einem äußeren und inneren Pfeiler, welche jenen dreieckigen Raum, den CORTI'schen Tunnel, zwischen sich schließen.

Die beiden Pfeilerzellen entwickeln sich aus dem kleinen Epithelwulst, doch herrscht über die näheren Details noch Unklarheit. KÖLLIKER (1879), HENSEN (1873), MIDDENDORP (1867) und BAGINSKY (1886) lassen sie aus 2 Zellen, und zwar der 2. und 3. Zelle des kleinen Epithelwulstes entstehen, während sie nach BÖTTCHER (1870) und PRITCHARD (1878) durch Teilung einer einzigen und zwar der 2. Zelle des kleinen Epithelwulstes sich bilden soll. Anfangs sind die Pfeilerzellen langgestreckt, cylindrisch und besitzen ein fein granuliertes Protoplasma und einen basal gelegenen Kern. Bei ihrem weiteren Wachstum rücken sie mit ihren Fußenden immer mehr auseinander, zugleich macht sich in der Zellensubstanz eine histologische Differenzierung geltend, indem an der inneren Pfeilerzelle zunächst medial, an der äußeren lateral fibrilläre Umbildungen statthaben, welche schließlich die ganze Zelle ergreifen und nur in je einer Ecke den Kern mit etwas unverändertem Protoplasma zurücklassen; wir bezeichnen diesen Rest als die Bodenzelle.

Durch das Auseinanderweichen der beiden Pfeilerzellen erlangt der CORTI'sche Tunnel seine definitive Gestaltung, allerdings meist erst in postembryonaler Zeit. In den beiden basalen Ecken des Tunnels liegt je eine Bodenzelle.

Die übrigen Zellen des kleinen Epithelwulstes wandeln sich dann der Hauptsache nach in die Hörzellen und DEITERS'schen Zellen um. Schon Fig. 127 läßt in dem Epithel des kleinen Wulstes zwei Arten von Kernen erkennen, die einen liegen basal und sind klein, die anderen liegen mehr in der Zellmitte und sind groß. Von den letzteren lassen sich 4 erkennen, einer nach innen und 3 nach außen vom CORTI-schen Tunnel. Die zu diesen 4 Kernen gehörigen Zellen sind die inneren und die äußeren Hörzellen. Die erstere entsteht aus der 1. Zelle des kleinen Epithelwulstes (BÖTTCHER 1869), die äußeren aus der 4., 5. und 6. Zelle desselben. Die anfangs cylindrischen Zellen werden später flaschenförmig, indem sie sich mit ihrer Basis von der Membrana basilaris entfernen und dieselbe im entwickelten Zustand auch nicht mehr berühren. Es besitzt so die Maus 3 äußere und eine innere Hörzelle, beim Menschen, Kaninchen und Hund kommt dazu, wenigstens in dem oberen Teil des Ductus cochlearis, noch eine vierte äußere Hörzelle.

Die kleinen Kerne, welche wir unterhalb der Hörzellenkerne entdeckten, gehören zu den Stützzellen, auch DEITERS'sche Zellen genannt. Sie entsprechen in ihrer Zahl der Zahl der Hörzellen. Ihre ursprüngliche cylindrische Form behalten sie mehr bei. Fig. 128 vom menschlichen Neugeborenen giebt ein anschauliches Bild dieser Verhältnisse. Sehr deutlich sind die Pfeilerzellen und Hörzellen zu er-

kennen, der CORTI'sche Tunnel dagegen ist noch nicht entwickelt. Unter jeder Hörzelle liegt der Kern einer Stützzelle, umgeben von einem geringen Protoplasmahof. Dieser Zellkörper schickt dann, wie sich besonders gut an der letzten äußeren erkennen läßt, einen Fortsatz aus, welcher bis zur Oberfläche des kleinen Epithelwulstes gelangt und als Phalangenfortsatz bezeichnet wird.

Diejenigen Zellen des kleinen Epithelwulstes, welche nach außen auf die letzte DEITERS'sche Zelle folgen, erfahren in der Folge ein erhöhtes Wachstum und bilden einen je nach der Tierart und Höhe der Schneckenwindung verschiedenen Zellwulst, der nicht selten Fetteinlagerungen enthält und als HENSEN'scher Wulst bezeichnet wird. Er setzt sich weiter in ein ein- oder zweischichtiges Epithel fort, das in das Epithel des Sulcus spiralis externus übergeht.

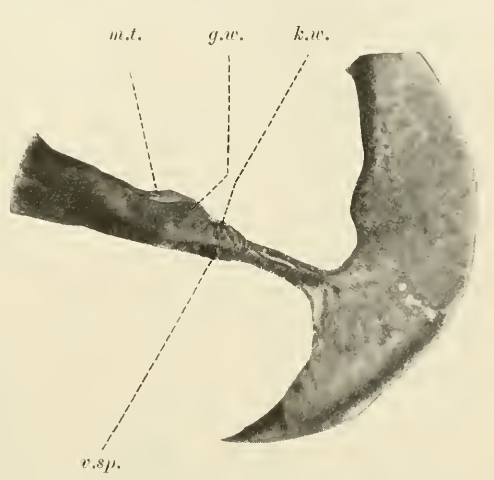


Fig. 128. CORTI'sches Organ aus der Basalwindung des menschlichen Neugeborenen. *g.w.* und *k.w.* großer und kleiner Epithelwulst. *m.t.* Membrana tectoria. *v.sp.* Vas spirale.

Der große Epithelwulst dagegen verkleinert sich, seine anfangs lang-cylindrischen Zellen werden immer niedriger und kleiden schließlich eine, das CORTI'sche Organ nach innen zu abschließende Rinne aus, die wir als Sulcus spiralis internus bezeichnen. Nur die äußersten Zellen des großen Epithelialwulstes wandeln sich noch zu den inneren DEITERS'schen Zellen um und legen sich der inneren Hörzelle direkt an.

Das CORTI'sche Organ sitzt nun auf der Membrana basilaris auf, die uns von den Reptilien her schon bekannt ist. Sie verdankt, wie dort, so auch hier ihre Entwickelung der Bildung der Scala tympani. Fig. 126 und 127 zeigten uns, wie sich das embryonale Bindegewebe in dicker Schicht zwischen Scala tympani und Epithel des Ductus cochlearis ausbreitet. In dieser noch sehr dicken Membrana basilaris erscheint unter dem kleinen Epithelwulst der Querschnitt eines Gefäßes, welcher in der Schnecke spiralig in die Höhe steigt und als Vas spirale bezeichnet wird. Die weiteren Veränderungen der Membrana basilaris beruhen nun darauf, daß in dieser Bindegewebsmasse Differenzierungen auftreten, die zur Bildung einer homogenen Schicht mit spärlichen Kernen führen, von der sich tympanalwärts feine Fasern differenzieren, welche radiär gestellt sind und die Basilarfasern bilden. Das, was nach der Scala tympani noch von Zellen übrig bleibt, bildet die tympanale Belegschicht.

Schon in den jüngeren Stadien der Schneckenentwickelung erkennt man auf dem Epithel des Ductus cochlearis, und zwar auf dem großen Epithelwulst und den medial von ihm gelegenen Zellen, einen feinen, leicht streifigen Saum, die erste Andeutung der CORTI'schen Membran oder Membrana tectoria. Es ist demnach diese Membran als eine

Cuticularbildung anzusehen (1861 A. L. II Kölliker, 1863 Hensen, 1868 Middendorp, 1868 Rosenberg, 1870 Winiwarter, 1871 Gottstein, 1878 Nuel, 1884 Retzius, 1878 Pritchard, 1887 Schwalbe, 1881 Kuhn, 1867 Hasse). Nach den neuesten Untersuchungen von Rickenbacher (1901) soll dieser cuticuläre Streifen aber nur bis an die innere Haarzelle, also an den Rand des kleinen Epithelwulstes heranreichen. Auf den Zellen des letzteren kommt es dann ebenfalls zur Ausscheidung einer sogenannten Deckschicht, welche bald mit der eigentlichen Membrana tectoria zu einem einheitlichen Ganzen verschmilzt. Es ist also die Membran doppelten Ursprungs und wird in ihrem größeren, inneren Anteil von großen, in ihrem äußeren, kleineren Randteil vom kleinen Epithelwulst geliefert.

Das fernere Wachstum der Corti'schen Membran erfolgt durch Apposition, indem von den unterliegenden Zellen immer neue Schichten geliefert werden. Dadurch wird sie in ihren mittleren Partieen bedeutend verdickt, während sie nach außen und innen sich erheblich verschmälert (Fig. 128).

Ihr distales Ende geht eine ziemlich innige Verbindung mit den aus den Hörzellen hervorragenden Hörhaaren ein, die in die Membran gleichsam eingebettet sind. Wenn der große Epithelwulst einsinkt und sich dadurch der Sulcus spiralis internus bildet, spannt sich die Membran vom Limbus spiralis herüber frei über jenen Sulcus hinweg und legt sich über das Corti'sche Organ bis zur letzten Hörzelle herüber, deren Grenze sie nicht überschreitet.

Bei oder nach der Geburt scheint die Verbindung zwischen Membrana tectoria und Hörhaaren bald gelockert oder ganz aufgehoben zu werden. Man findet nämlich, besonders in den oberen Schneckenwindungen, die Membran meist von den Hörzellen abgehoben oder auch ganz umgeschlagen (Fig. 124). Ob es sich hier um einen natürlichen Zustand oder um künstliche Abhebung handelt, ist zur Zeit noch unentschieden.

Die innige Verbindung zwischen Hörhaaren und Membrana tectoria hat Ayers (1892) dazu verleitet, die letztere direkt als eine Art Cupulabildung der ersteren aufzufassen. Die außerordentlich langen, aus den Hörzellen hervorschießenden Hörhaare sollen sich nach innen um und auf den Limbus spiralis auflegen, mit dessen Zellen sie dann verwachsen.

Auch Böttcher (1870) und in neuester Zeit wieder Czinner und Hammerschlag (1897) lassen die Membran entstehen aus feinen Härchen oder Wimpern. Die letzteren sollen sich nach Böttcher auf sämtlichen Zellen des großen und kleinen Epithelwulstes finden, nicht nur auf den Hörzellen. Nach Czinner und Hammerschlag dagegen finden sich diese Härchen nur auf den nach innen vom großen Epithelwulst gelegenen Zellen. Diese Härchen schließen sich zu einer Membran zusammen, die anfangs frei im Ductus cochlearis flottiert und sich später erst auf die Zellen des großen und kleinen Epithelwulstes auflegt.

Viel einfacher gestaltet sich die weitere Entwickelung der übrigen Wände des häutigen Schneckenganges. Die vestibulare Wand, d. h. die der Scala vestibuli anliegende, verdünnt sich außerordentlich stark, die anfangs kubischen Zellen werden ganz platt und bilden eine feine, endothelartige Membran, welche hier den Ductus cochlearis begrenzt. Ihr lagert sich äußerlich eine ganz ungemein dünne, fast strukturlose

Schicht auf, die gegen die Scala vestibuli wiederum durch eine Lage platter, mesenchymatöser Zellen abgeschlossen wird. Es brückt sich die so entstandene äußerst feine Membran, die Membrana Reissneri, ziemlich straff gespannt, von innen-unten vom sogenannten Limbus spiralis nach außen-oben schräg herüber.

An der Außenwand des Ductus cochlearis dagegen bleiben die Zellen cylindrisch, ja nehmen in den unteren Teilen eher an Höhe noch etwas zu. Das sich von dem entstandenen Knorpel resp. Knochen sondernde Bindegewebe läßt nach BAGINSKY (1886) zwei Lagen erkennen, eine äußere, straffe, zellarme und eine innere, zell- und gefäßreiche. Die letztere legt sich nun dem immer mehr und mehr verkümmernden Epithel sehr eng an und erscheint später im erwachsenen Zustand als ein die oberen drei Viertel der Außenwand des Schneckenkanals auskleidender, stark gefäßhaltiger Streifen, den man als Stria vascularis bezeichnet. Dieser von BAGINSKY und GOTTSTEIN (1871) vertretenen Anschauung gegenüber handelt es sich nach RETZIUS (1882) um ein echtes, gefäßführendes Epithel, das durch die eindringenden Gefäße destruiert ist. Nach unten zu geht an der Crista ligamenti spiralis die Stria vascularis in die unveränderten, cylindrischen Zellen des Sulcus spiralis externus über.

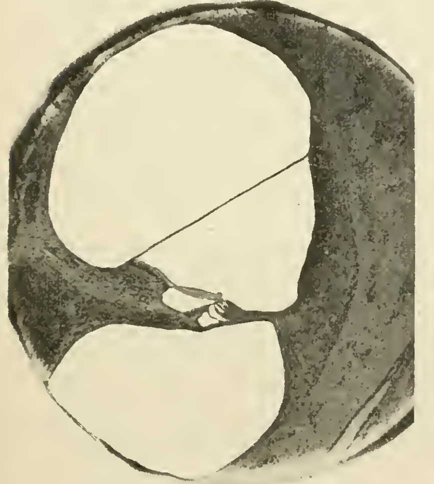


Fig. 129. CORTI'sches Organ eines jungen Meerschweinchens.

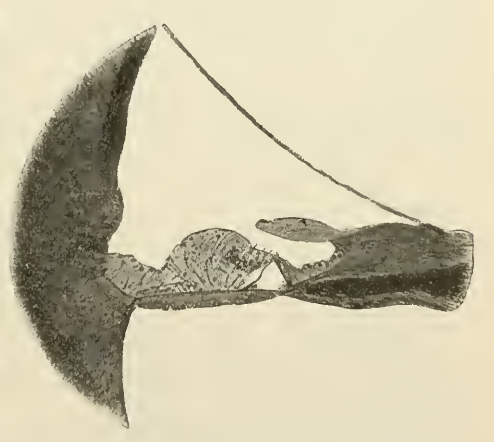


Fig. 130. CORTI'sches Organ des erwachsenen Mannes. Basalwindung.

Das zellärmere Bindegewebe der Außenwand erfährt eine bedeutende Verdickung und nimmt in seiner Gesamtheit ungefähr die Gestalt einer Mondsichel an, wir bezeichnen es als das Ligamentum spirale. Sein oberes Ende liegt noch jenseits der Anheftungsstelle der Membrana Reissneri in der Scala vestibuli, sein unteres in der Scala tympani. In seinem unteren Drittel liegt die Crista basilaris, der Ansatzpunkt der Membrana basilaris.

Eine ähnliche, mächtige Verdickung erfährt auch noch das Bindegewebe an der gegenüberliegenden Ecke des Ductus cochlearis, da, wo der große Epithelwulst sich abflacht. Der letztere hat sich, wie Fig. 129 und 130 zeigen, gewissermaßen eine Aushöhlung in dieses Bindegewebe gegraben, so daß dasselbe, das Epithel weggedacht, wie

eine Art Zahn in das Lumen vorspringt. Je mehr sich nun der große Epithelwulst verkleinert, um so mächtiger wird dieser Limbus spiralis, von dessen Firste herab, den Sulcus spiralis internus überbrückend, die Membrana tectoria sich auf das Corti'sche Organ auflegt. Von oben gesehen, d. h. von der Scala vestibuli aus zeigt dieser Limbus spiralis nach Entfernung der Reissner'schen Membran, der Membrana tectoria und des Epithels radiär gestellt tiefe Furchen, welche ihn in die einzelnen Gehörzähne, Huschke'schen Zähne, zerlegen. Die Furchen werden ausgefüllt durch die Epithelzellen.

Die Entwickelung der übrigen Teile der Labyrinthwand.

Ueber diesen Punkt können wir uns ziemlich kurz fassen. Wie wir schon in dem vorigen Kapitel gesehen haben flachen sich die Zellen der nicht specifischen Teile des häutigen Labyrinths stark ab, und es wird so der größte Teil des Sacculus, Utriculus und der Bogengänge ausgekleidet von einem sehr niedrigen Plattenepithel. Nur an einzelnen Stellen erhält sich ein höheres, kubisches Epithel. Das ist besonders der Fall an den Bogengängen, und zwar in einer Linie, welche der konvexen Cirkumferenz eines jeden Bogenganges entspricht und als Raphe bezeichnet wird und außerdem in den Ampullen innerhalb des sogenannten Planum semilunatum, einer Zone kubischen oder cylindrischen Epithels, welches jede Crista halbmondförmig umgiebt.

Nach außen zu verdichtet sich das dem Epithel anliegende Mesenchym zu einem im allgemeinen äußerst dünnen, fast strukturlosen, höchstens etwas streifigen Häutchen. Nur an den verschiedenen Nervenendstellen erreicht die Membrana propria eine stärkere Dicke und enthält zahlreiche Kerne.

Außer dieser Membrana propria lagert sich nun an den einzelnen Stellen in sehr verschiedener Mächtigkeit dem häutigen Labyrinth noch perilymphatisches Gewebe auf, welches auch gefäßhaltig ist. Es durchzieht dasselbe die perilymphatischen Räume anfangs in großer Mächtigkeit, nur kleine Maschen zwischen sich lassend (Fig. 131), später jedoch reduziert sich dasselbe immer mehr, die Maschen werden größer und die Bindegewebsbalken werden spärlicher, je stärker sich durch die Verflüssigung des perilymphatischen Gewebes die Perilymphe ausbildet.

Die spärlichen Bindegewebsbalken inserieren dann einerseits an der Membrana propria, andererseits an das das knöcherne Labyrinth auskleidende Periost.

Ueber die besonderen Modifikationen, welche das Gewebe der Membrana propria in der Schnecke erleidet, ist dort schon ausführlich gehandelt worden.

Die Entwickelung der perilymphatischen Räume.

Auch über diesen Punkt können wir uns kurz fassen. Es ist ja schon ein und zwar der wichtigste Teil desselben, die Scala tympani und vestibuli, bei der Entwickelung der Schnecke abgehandelt worden. Die ersten Spuren von der Entstehung eines perilymphatischen Raumes treten schon lange vor der Bildung der Scala tympani lateral vom Sacculus und Utriculus auf. Hier wird nach und nach das perilymphatische Gewebe verflüssigt, und es entsteht zwischen der

lateralen Wand der beiden Säckchen und der knorpeligen resp. knöchernen Wand des Labyrinths ein großer perilymphatischer Raum, die Cisterna perilymphatica, in die man von außen direkt durch das Foramen ovale, verschlossen von der Steigbügelplatte gelangt, wie das Fig. 133 demonstriert.

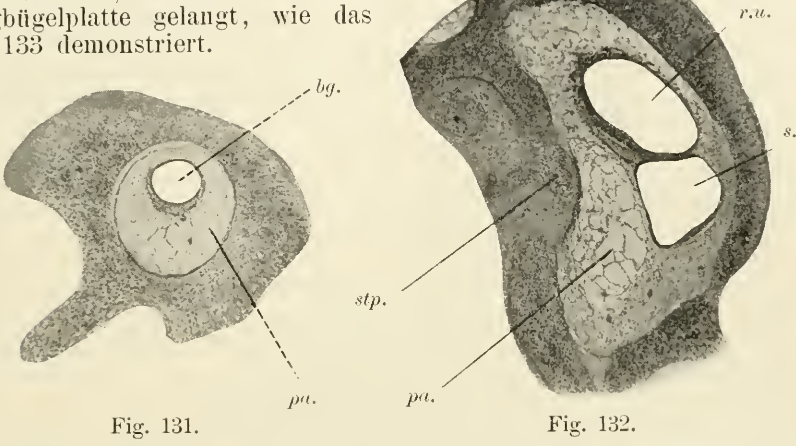


Fig. 131. Fig. 132.

Fig. 131 und 132. Zwei Schnitte durch das Labyrinth eines Hundeembryos. *bg.* Bogengang. *pa.* perilymphatischer Raum, noch mit embryonalem Bindegewebe ausgefüllt. *r.u.* Recessus utriculi mit seiner Macula acustica. *s.* Sacculus. *stp.* Stapes.

Von der Cisterna perilymphatica breitet sich die Hohlraumbildung zunächst in die knorpeligen Bogengänge aus, so zwar, daß auf der konvexen Cirkumferenz derselben ein sehr weiter Spaltraum entsteht, während der häutige Bogengang auf der konkaven Seite des knorpeligen Bogenganges seinem Periost dicht angelagert ist (Fig. 131).

Gleichzeitig mit der Bildung der perilymphatischen Räume innerhalb der Bogengänge setzt auch die Scalenbildung ein, und es resultiert schließlich ein das gesamte häutige Labyrinth umspülendes Hohlraumsystem, das durch einen engen Gang, den Ductus perilymphaticus, mit den Subarachnoidealräumen in Verbindung steht. Dieser Gang mündet im Vestibularteil der Scala tympani, tritt durch das Felsenbein hindurch und mündet in der Fossa jugularis. Ueber seine Entwickelung ist nichts Näheres bekannt.

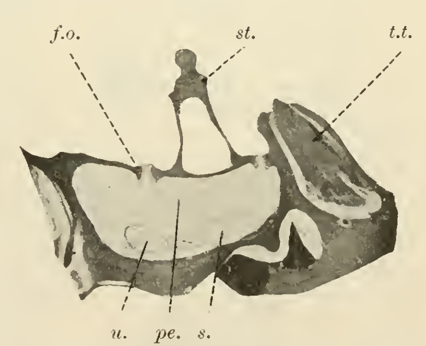


Fig. 133. Schnitt durch das Gehörorgan des Meerschweinchens. *u.* Utriculus. *s.* Sacculus mit seiner Macula acustica. *pe.* Cisterna perilymphatica. *st.* Stapes. *f.o.* Rand des Foramen ovale. *t.t.* Musculus tensor tympani.

Die Entwickelung des tubo-tympanalen Raumes.

Wenn auch eine vollständige Uebereinstimmung über die Entwickelung der Mittelohrräume bis heute noch nicht erzielt worden ist, so darf man doch auf Grund der neuesten Untersuchungen auf diesem

Gebiete die Behauptung aufstellen, daß der tubo-tympanale Raum bei allen Wirbeltierklassen denselben Ursprung zeigt. Er läßt sich nämlich immer entweder direkt oder indirekt auf die 1. Schlundspalte zurückführen, welche bei manchen Selachiern die sogenannte Spritzlochkieme bildet.

Das Vorhandensein der uns hier interessierenden 1. Schlundspalte oder Schlundtasche war für die Fische von REICHERT (A. L. I, 1837), für die Vögel von HUSCHKE (1827) und BAER (1827), für den Menschen von RATHKE (1828), BAER (1827) und BURDACH (1828) festgestellt worden. HUSCHKE (1826) hat zuerst die Vermutung ausgesprochen, daß sich aus der 1. Kiemenspalte bei den höheren Wirbeltieren der tubo-tympanale Raum herausbildet. Diese Lehre ist dann von REICHERT, RATHKE (1861, A. L. II und 1862) und KÖLLIKER (1861, A. L. II) begründet durch GOETTE (1875, A. L. III, 7) C. K. HOFFMANN (1884), PIERSOL (1888), TUTTLE (1883/84) und SPEMANN (1898) vertreten und mit neuen Beweisen belegt worden. Entgegenstehende Angaben rühren von URBANTSCHITSCH (1877), HUNT (1877), MOLDENHAUER (1877), GRADENIGO (1887) und KASTSCHENKO (1887) her. Sie lassen den tubo-tympanalen Raum entweder von der Mundbucht oder der Rachenhöhle aus sich bilden.

Es wird für unsere Betrachtung von Wichtigkeit sein, die 1. Schlundspalte bei den einzelnen Wirbeltierklassen etwas näher ins Auge zu fassen.

Bei den Fischen erlangt die 1. Schlundspalte keine größere Bedeutung, sie schließt sich bei den meisten derselben bald nach ihrer Oeffnung wieder, nur bei den Selachiern und manchen Ganoiden z. B. Acipenser, Polyodon, Polypterus, wird der Verschluß ein unvollständiger, und es bleibt ein Kanal zurück, welcher, in unmittelbarer Nähe des häutigen Labyrinths vorbeiziehend, einerseits in die Rachenhöhle, andererseits dicht hinter dem Auge mündet.

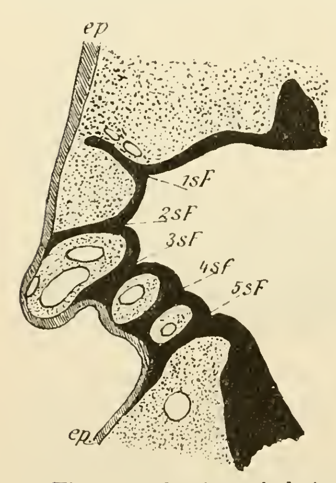


Fig. 134. Horizontalschnitt durch die Schlundhöhle einer 5 mm langen Froschlarve, halbiert (nach SPEMANN 1898). *ep.* Epidermis. *1, 2, 3, 4, 5, sF.* erste bis fünfte Schlundfalte.

Bei den Amphibien können wir von einer 1. Schlundspalte überhaupt nicht sprechen, sondern nur von einer Schlundfalte. Während alle übrigen Schlundfalten hier die Epidermis erreichen, ist das bei der 1. nicht der Fall. Sie bleibt gewissermaßen rudimentär, verschwindet auch bei den Caudaten vollständig wieder und erlangt nur bei den Anuren, zuerst bei den Pelobatiden eine größere Bedeutung dadurch, daß sich von ihr aus der tubo-tympanale Raum bildet.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Reptilien, von denen wir aber nur über die Saurier, Ophidier und Chelonier sichere Nachrichten besitzen (1886 und 1890, A. L. III, 8 C. K. HOFFMANN, 1886 und 1893 VAN BEMMELEN, 1886 DE MEURON, 1886 und 1888 LIESSNER). Hier buchtet sich die 1. Kiementasche als Schlauch gegen die Epidermis vor und trifft dabei auf eine Furche, 1. Schlund-

furche, die sich an der Körperoberfläche entsprechend ihrem Verlauf bildet. Es kommt dann wahrscheinlich in einer gewissen Periode des embryonalen Lebens zu einem Durchreißen der beide trennenden Schlußmembran, so daß wir dann von einer 1. Schlundspalte sprechen dürfen (Hoffmann, Liessner, Van Bemmelen), doch stellt diese offene Schlundspalte nur eine kurze und bald vorübergehende Episode des Embryonallebens dar, indem sie wieder verwächst, sowie auch die 1. Schlundfurche verstreicht. Bei den Ophidiern bildet sich auch die ganze Schlundtasche wieder zurück, so daß bei der jungen Schlange ihre Spuren kaum mehr zu bemerken sind, bei Cheloniern, Sauriern und Crocodilinen dagegen wandelt sich die 1. Schlundspalte zum Canalis tubo-tympanicus um.

Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei den Vögeln. Wir verdanken Kastschenko (1887) eine eingehende Darstellung des Schlund-

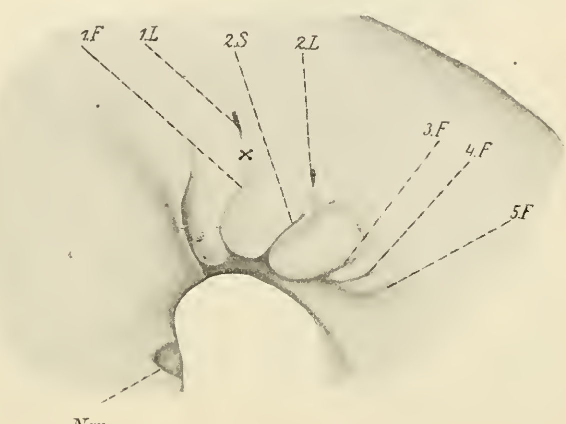


Fig. 135. Aeußere Oberfläche des Schlundspaltengebietes von einem Hühnerembryo am Ende des 3. Tages der Bebrütung. *1.F., 3.F., 4.F., 5.F.* erste, dritte, fünfte Schlundfurche. *1.L., 2.L.* erstes und zweites Schlundloch. *2.S.* zweite Schlundspalte. *x* die Stelle, wo der äußere Gehörgang entsteht. *Ngr.* Nasengrube. (Nach Kastschenko 1887.)

spaltengebiets beim Hühnchen. Beim 2-tägigen Hühnchen verläuft dicht vor dem noch weit offenen Labyrinthbläschen eine seichte Furche. ihr entspricht eine Ausstülpung des Vorderdarms, deren Epithel schon mit der Epidermis verklebt ist. Am Anfang des 3. Tages sondert sich dann die 1. Schlundfurche in zwei Abschnitte, einen ventralen, spaltförmig verengten und einen dorsalen, grubenförmigen. Am 3. Tage erfolgt der Durchbruch der Verschlußmembran, und zwar nur im Bezirk jenes beschriebenen Grübchens, es entsteht das 1. Schlundloch (Fig. 135 *1L*). Die 1. Schlundtasche ist in ihrem dorsalen Teil mehr entwickelt als in ihrem ventralen, und nachdem sich am Ende des 4. Tages das 1. Schlundloch wieder geschlossen hat, rückt sie mehr und mehr von der Epidermis ab und geht in den lateralen Teil des tubo-tympanalen Raumes über.

Bei den Säugetieren bildet sich ebenfalls eine 1. Schlundtasche aus, der eine 1. Schlundfurche entspricht. Ob es hier zu einem Durchbruch kommt, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Es wurde derselbe beobachtet von Liessner (1888) beim Schaf und von Froriep (1885) beim Rind, von vielen anderen wieder geleugnet, jedenfalls scheint er nach His (1881) nicht die Regel zu bilden. Fig. 136 zeigt uns das Modell des Vorderdarms eines Kaninchenembryos von 9 Tagen 11 Stunden. Hier erscheint die 1. Schlundtasche als eine stattliche Falte, welche sich von der Mittellinie nach vorn, außen

und dorsalwärts erstreckt und in der Spitze ($Sp.T^1$) endet. Die letztere ist durch eine bogenförmig verlaufende Firste *Rr.* mit der vorderen Ausbuchtung der Rachenhöhle verbunden (PIERSOL 1888).

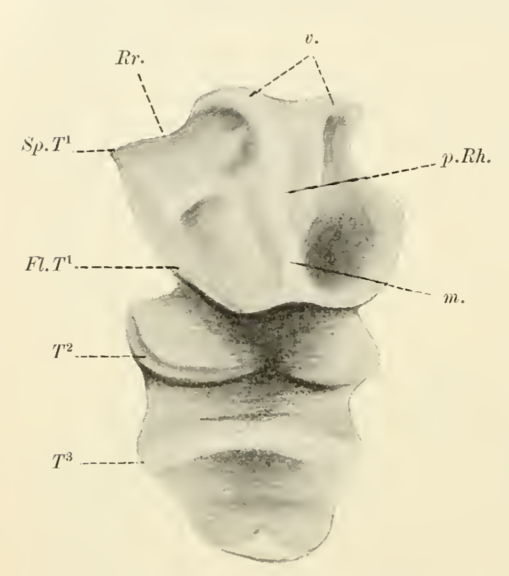


Fig. 136. Modell des Schlundspaltengebietes eines Kaninchenembryos von 9 Tagen 11 Stunden (nach PIERSOL 1888). *v.* vordere seitliche Vertiefung der Rachenhöhle. *Rr.* Rachenrinne. $Fl.T^1$, $Sp.T^1$ Flügel und Spitze der ersten Schlundtasche. *p.Rh.* primäre Rachenhöhle. *m.* Ausbuchtung zwischen den inneren Enden des ersten Bogenpaares. T^2, T^3 zweite und dritte Schlundtasche.

Auch für den Menschen besitzen wir eine eingehende Darstellung von SIEBENMANN (1874). Hier entspricht die 1. Schlundtasche dem mittleren Drittel der späteren Paukenhöhle.

Es soll nun im einzelnen auseinandergesetzt werden, wie sich von dieser 1. Schlundfalte oder -tasche der tubo-tympanale Raum herleitet. Es kommt für uns natürlich nur die Wirbeltierreihe von den Anuren aufwärts mit Ausschluß der Ophidier in Betracht. Bei den Anuren findet sich mit Ausnahme der Pelobatiden immer eine geräumige Paukenhöhle, die außen durch ein Trommelfell geschlossen wird und innen durch eine weite Tuba Eustachii in die Rachenhöhle mündet. Bei den Cheloniern zerfällt die Paukenhöhle durch ein Septum in einen äußeren und inneren Teil, deren ersterer sich in die kurze Tube fortsetzt. Bei den Crocodilinen finden sich außer einer Tuba auditiva noch 2 weitere Kanäle, welche die Paukenhöhle mit dem Ostium pharyngeale verbinden; hier treten, ebenso wie bei den Cheloniern, Nebenhöhlen auf, die, in den benachbarten Knochen gelegen, mit der Paukenhöhle kommunizieren. Sie finden sich dann in stärkerer Ausbildung bei den Vögeln und Säugetieren.

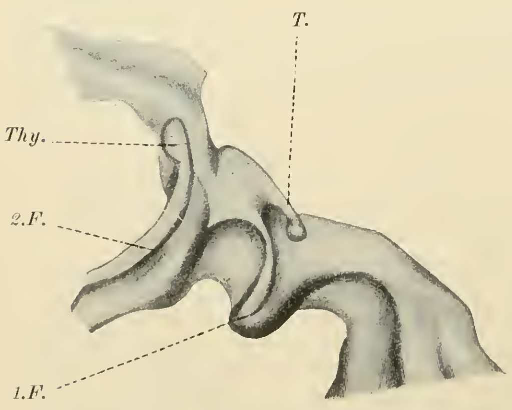


Fig. 137. Modell der Schlundhöhle einer 5 mm langen Froschlarve (nach SPEMANN 1898). *1.F.*, *2.F.* erste und zweite Schlundfalte. *T.* Tube. *Thy.* Thymus.

Bei den Anuren bildet sich, wie das Fig. 137 zeigt, von der Höhe der 1. Schlundfalte ein Epithelzapfen, der, in der Folge etwas gekrümmt, stark in

die Länge wächst und an seinem Ende eine kolbige Verdickung trägt. Der mittlere Abschnitt ist sehr dünn, die vordere kolbige Verdickung liegt ohne jede Verbindung mit dem Gehörorgan unter dem vorderen Teil des Auges. Während der Metamorphose beginnt dieser Zellstrang sich auszuhöhlen und nimmt, indem er sich gleichsam nach hinten verschiebt, seine definitive Lage ein (1893 Gaupp, 1890 Villy, 1898 Spemann). Bei der Aushöhlung des soliden Zellstranges soll nach Villy der letztere zunächst in verschiedene Glieder zerfallen, in deren jedem sich eine Höhlung bildet. Später verschmelzen dann wieder die einzelnen Hohlraumsysteme miteinander. Auch der Zusammenhang des Zellstranges mit der Rachenhöhle scheint eine Zeit lang verloren zu gehen und durch eine von der Rachenhöhle sich bildende Einstülpung wiederhergestellt zu werden. Der vordere Abschnitt des tubo-tympanalen Raumes erweitert sich erst nach vollendeter Metamorphose zu einem trichterförmigen Raum. der die Columella in sich einschließt und außen von dem Trommelfell verschlossen wird.

Die älteren Angaben von Reichert und Goette (1875, A. L. III, 7), nach welchen sich der tubo-tympanale Raum der Anuren nicht aus der 1., sondern der 2. Schlundfalte entwickeln soll, dürften durch die erwähnten neueren Arbeiten definitiv widerlegt sein.

Bei den Reptilien, d. h. bei den in dieser Beziehung allein eingehend untersuchten Lacertiliern (1890 C. K. Hoffmann), ist die erste Schlundtasche ein enger, spaltförmiger Raum, der sich erst ziemlich spät erweitert und unter Resorption des ihn umgebenden embryonalen Schleimgewebes den Stapes allseitig umfließt. Es kommt so dieses Gehörknöchelchen innerhalb der immer mehr auswachsenden Paukenhöhle zu liegen. Je mehr sie nach außen vorreicht, um so mehr verdünnt sich die sie abschließende Hautdecke zu einem Trommelfell. Mit dem Rachen steht die Paukenhöhle der Lacertilier in weit offener Verbindung, so daß man von einer Tube eigentlich nicht reden kann.

Die Paukenhöhle der Vögel entsteht dadurch, daß mit der 1. Schlundtasche ein anderer Raum in Verbindung tritt, welcher nach Kastschenko (1887 und 1887a) eine Ausbuchtung der Schlundwand zwischen 1. und 2. Schlundtasche darstellt und als primäre Paukenhöhle bezeichnet wird. Indem nun in diese primäre Paukenhöhle die knorpelige Labyrinthwand hineinwächst, wird sie in einen inneren kurzen Abschnitt, Tuba Eustachii, und einen äußeren weiteren Abschnitt, die sekundäre Paukenhöhle, zerlegt. Ihr laterales Ende trifft auf den von außen vordringenden äußeren Gehörgang, geht aber dabei etwas ventral an ihm vorbei, so daß die beiderseitigen Enden nicht gegen sondern nebeneinander parallel gelagert sind.

Abweichend von dieser Darstellung läßt Moldenhauer (1877) den tubo-tympanalen Raum der Vögel als Erweiterung der Rachenwand unabhängig von der 1. Schlundtasche entstehen. Sie leitet sich her von einer Rinne, welche, von der ersten Kiemenspalte ausgehend nach oben in den Winkel zwischen Ober- und Unterkieferfortsatz mündet. Infolge eines allmählich fortschreitenden Resorptionsprozesses erweitert sich das laterale Ende dieses Sulcus und dringt immer weiter nach außen vor, die knorpelige Columella dabei umfassend. Das anfänglich weite Ostium pharyngeum verengt sich durch die Verwachsung der beiden Kiemenbogen.

Sehr eingehende Darstellungen besitzen wir von der Entwickelung der Paukenhöhle bei den Säugern. PIERSOL (1888) hat an der Hand von Plattenmodellen die Entwickelung der Paukenhöhle beim Kaninchen studiert. Die früher (p. 123, Fig. 136) beschriebene erste Schlundtasche des Kaninchens bildet den Ausgangspunkt für die Bildung des tubo-tympanalen Raumes. Zu ihr gesellen sich eine dorsalwärts absteigende Rinne der Rachenwand (*Rr.*), die Rachenrinne und eine die 1. und 2. Schlundtasche miteinander verbindende Aussackung der Schlundwand (*Sche.*), die seitliche Schlunderweiterung. Wenn es dann bei fortschreitender Entwickelung zur Verschiebung der Kiemenbogen und damit zur Bildung des Sinus praecervicalis kommt, bildet sich die 2. Schlundtasche stark zurück, wogegen jene seitliche Schlunderweiterung an Ausdehnung zunimmt. Die 1. Schlundfalte wächst ebenfalls und vereinigt sich sowohl mit der Rachenrinne, als auch mit der Schlunderweiterung. Sie stellt jetzt (Fig. 139) eine hohe enge Spalte dar, deren oberer Rand, eine enge Rinne, die frühere Rachenrinne bildet. An ihrer Basis besitzt sie eine starke Erweiterung, welche die Schlunderweiterung und die Spitze der ehemaligen 2. Schlundtasche in sich faßt. Aus diesem letzteren Abschnitt geht hervor die Tuba Eustachii. Ihre Verengerung wird bewirkt durch Druck von dem mächtig anwachsenden knorpeligen Labyrinth her. Von dem oberen Rand der primären Paukenhöhle wächst dann in dorsoventraler Richtung die eigentliche, anfangs ziemlich weite Paukenhöhle aus, erfährt aber durch den hereinwachsenden Hammer eine starke Einengung. Fig. 140 stellt diese

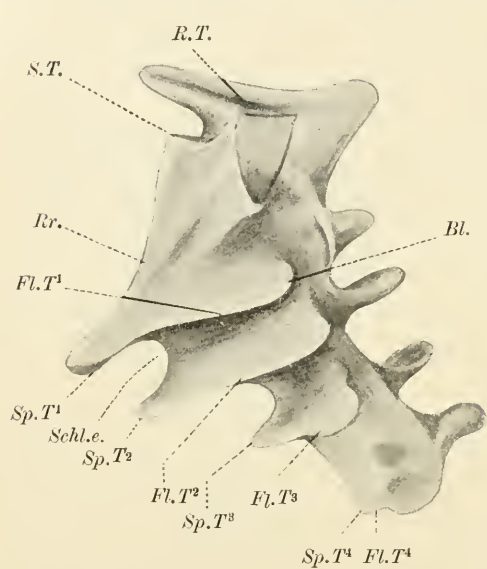


Fig. 138. Modell der Schlundhöhle eines Kaninchenembryos von 11 Tagen (nach PIERSOL 1888). *Sp.T*^{1}, *Sp.T*^{2}, *Sp.T*^{3}, *Sp.T*^{4} Spitze der ersten bis vierten Schlundtasche. *Fl.T*^{1}, *Fl.T*^{2}, *Fl.T*^{3}, *Fl.T*^{4} Flügel der ersten bis vierten Schlundtasche. *R.T.* RATHKE'sche Tasche. *S.T.* SEESEL-sche Tasche. *Rr.* Rachenrinne. *Bl.* Blindsack des Flügels der ersten Schlundtasche. *Schl.e.* seitliche Schlunderweiterung.

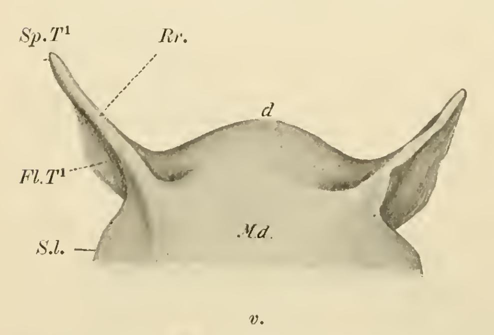


Fig. 139. Modell der hinteren Hälfte der Mundrachenhöhle eines 13 Tage alten Kaninchenembryos (nach PIERSOL 1888). *Sp.T*^{1}, *Fl.T*^{1} Spitze, Flügel der ersten Schlundtasche. *S.l.* Sulcus lingualis. *Rr.* Rachenrinne, *d.* dorsale, *v.* ventrale. *Md.* Dach der Mundrachenhöhle.

Verhältnisse vom Mausembryo dar. Hier ist die Tube noch ziemlich weit und kurz, doch hat sie von ihrer ursprünglichen Weite durch das andrängende knorpelige Labyrinth schon erheblich verloren. Die Verlängerung der Tube erfolgt dann hauptsächlich durch die successive Dickenzunahme der Schlundwand. In die relativ weite Paukenhöhle ist die Hammeranlage hereingewachsen, und sie erscheint dadurch in zwei Schenkel gespalten. Lateral erkennt man die Anlage des äußeren Ohres und des Gehörganges.

Bei der Vergrößerung der Paukenhöhle umwachsen die Hohlräume allmählich die einzelnen Gehörknöchelchen. Die Schleimhaut liegt ihnen, wie den nun verknöcherten Wandungen jedoch nicht dicht auf, sondern ist von denselben durch eine mächtige lockere Submucosa getrennt, das sogen. Polster. Erst gegen das Ende der Fötalzeit beginnt dieses Polster allmählich zu schwinden, und die Schleimhaut legt sich dem Knochen straff auf. Es enthält dann die Paukenhöhle des reifen Foetus nur eine geringe Menge Flüssigkeit. Sie wird nach der Geburt resorbiert, und von der Tube her dringt in die Paukenhöhle Luft ein.

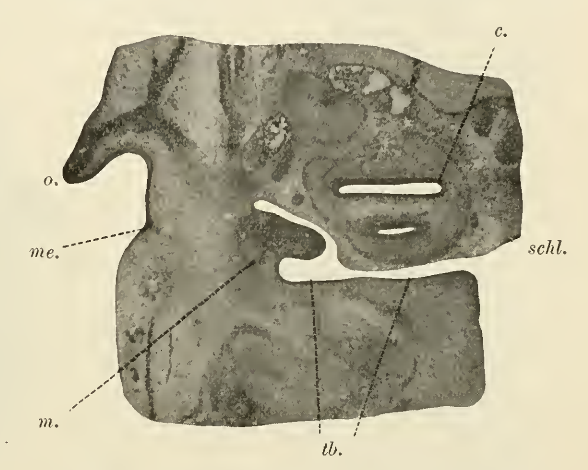


Fig. 140. Horizontalschnitt durch den Kopf eines 14 Tage alten Mausembryos. *schl.* Rachenhöhle. *tb.* tubo-tympanaler Raum. *m.* Anlage des Hammers. *me.* Anlage des äußeren Gehörganges. *o.* Ohrmuschel. *c* Schnecke.

Die Tuba Eustachii erhält noch während des Embryonallebens eine knorpelige Stütze, und zwar erscheinen beim menschlichen Embryo im 4. Monat die ersten Anzeichen der Knorpelbildung an der medialen Seite des oberen Endes. Die Entstehung der Nebenhöhlen des Mittelohres fällt nicht mehr in die Embryonalzeit, sie können sich erst nach dem Auswachsen des Proc. mastoideus bilden.

Das Epithel des tubo-tympanalen Raumes ist anfangs ein Cylinderepithel, später bildet es sich jedoch in dem tympanalen Abschnitt zu einem kubischen Epithel um, nur in der Tube erhält sich das Cylinderepithel und erhält einen Flimmerbesatz.

Von den Muskeln des Mittelohres ist der Musc. stapedius phylogenetisch der ältere (Killian 1890) der Musc. tensor tympani der jüngere, ontogenetisch ist es beim Menschen umgekehrt. Nach Broman (1899) erscheint der Tensor tympani hier bereits im 2. Monat, an seinem distalen Ende mit dem Musc. tensor veli palatini zusammenhängend, der Musc. stapedius dagegen erst in der Mitte des 3. Monats. Der Musc. stapedius findet sich bereits bei Saurierembryonen, wird jedoch später zurückgebildet, im ausgewachsenen Zustand besitzen ihn die Crocodilinen und Vögel, allerdings inseriert er hier nur embryonal an der Columella, später an dem Trommelfellrand (Killian 1890). Der Musc. tensor tympani kommt in der ganzen Wirbeltierreihe nur den Säugern zu.

Die Entwickelung des Trommelfells und des äußeren Gehörganges.

Die Entwickelung des äußeren Gehörganges geht aus von der ersten äußeren Kiemenfurche. Beim Hühnchen entsteht nach Kastschenko (1887) am 6. Tage zwischen der ersten Schlundfurche und dem ersten Schlundloch, ungefähr in der Mitte der zwischen beiden stehen gebliebenen Substanzbrücke, eine seichte Grube. Dieselbe vertieft sich dadurch sehr rasch, daß ihre Umgebung sich vorbuchtet, und bildet den äußeren Gehörgang (s. Fig. 135*x*). Es entspricht also der Grund des äußeren Gehörgangs nicht der Verschlußstelle der ersten Schlundspalte, denn diese bildet ja das erste Schlundloch.

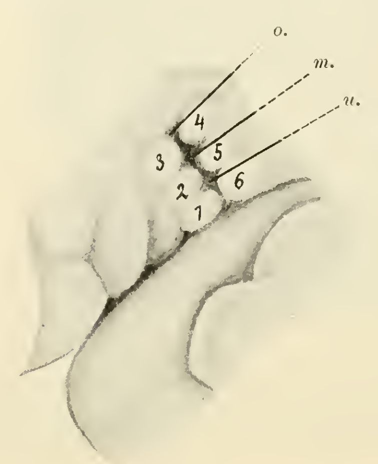


Fig. 141.

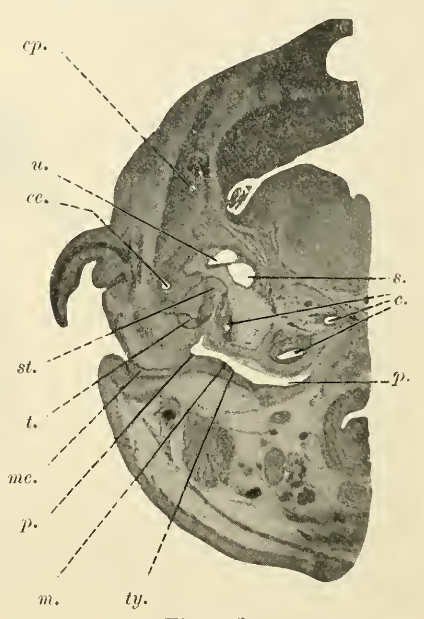


Fig. 142.

Fig. 141. Menschlicher Embryo aus dem Anfang des 2. Monats. Erste Kiemenfurche mit den Auricularhöckern (nach Schwalbe 1898). *o.*, *m.*, *u.* oberes, mittleres und unteres Ohrgrübchen.

Fig. 142. Schnitt durch den Kopf eines älteren Meerschweinchenfoetus. *p.* Paukenhöhle. *me.* äußerer Gehörgang. *ty.* Trommelfell, darin die Anlage des Hammergriffes (*m.*). *st.* Steigbügel. *i.* Amboß. *c.* Schneckenwindungen. *s.* Sacculus. *u.* Utriculus. *ce.* und *cp.* äußerer und hinterer Bogengang.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse beim Säugetier (Kastschenko 1887a). Hier finden sich im Verlauf der ersten äußeren Kiemenfurche 3 Vertiefungen, das obere, mittlere und untere Ohrgrübchen. Von ihnen entspricht das erste dem Schlundloch der Vögel. Dieses obere Ohrgrübchen verstreicht sehr bald wieder, während das mittlere und vor allem das untere Ohrgrübchen sich stark vertiefen dadurch, daß sich in ihrer Umgebung aus Teilen des ersten und zweiten Kiemenbogens Wülste erheben, die zur Bildung des äußeren Ohres führen. Während das mittlere Ohrgrübchen oberflächlicher liegen bleibt, wird das untere Ohrgrübchen in die Tiefe versenkt. Das erstere bildet die Fossa intercruralis der Ohrmuschel, das letztere aber den äußeren Gehörgang. Es liegt also von vornherein der Grund des äußeren Gehörganges ventral von der Spitze der ersten Schlundtasche, d. h. vom tubo-tympanalen Raum.

In dem weiteren Verlauf der Entwickelung kommt die laterale Spitze des tubo-tympanalen Raumes infolge der mächtigen Verdickung der seitlichen Partieen des Kopfes immer tiefer zu liegen. Gleichzeitig aber rückt die mediale Spitze des äußeren Gehörganges auch immer weiter nach innen vor und schiebt sich dabei ventral vor den proximalen Abschnitt der Paukenhöhle. Sehr anschaulich demonstriert diese Verhältnisse die vorstehende Fig. 142 von einem Meerschweinchenembryo. Der äußere Gehörgang stellt hier einen von der äußeren Ohröffnung im stumpfen Winkel abgehenden Zellstrang dar, der dadurch entstanden ist, daß der ursprüngliche, allerdings sehr enge Hohlraum von gewucherten Epithelzellen ausgefüllt ist. Sein Endabschnitt hat sich neben dem blinden Ende der Paukenhöhle vorbeigeschoben, und zwischen beiden ist das durch die dichte Lagerung seiner Zellen kenntliche Trommelfell entstanden. In ihm erscheint, etwas in die Paukenhöhle vorspringend, das Manubrium des Hammers. In dem lockeren mesenchymatösen Gewebe erkennt man weiter dorsalwärts den Amboß und den die Fenestra ovalis verschließenden Steigbügel, beide noch gänzlich extratympanal gelegen. Doch schon zeigen sich die ersten Spuren der Resorption jenes lockeren Gewebes, und bald werden die Gehörknöchelchen von dem tympanalen Hohlraum umflossen werden.

Beim menschlichen Embryo setzt die Bildung des äußeren Gehörganges ungefähr mit dem Ende des 2. Monats ein, beim Kaninchen am 16. Tage, beim Meerschweinchen am 23.—25. Tage (Dreyfuss 1893).

Das Trommelfell liegt anfangs horizontal und genau in einer Ebene mit dem äußeren Gehörgang. Es besteht aus undifferenziertem Mesenchym und ist, wie auch unsere Abbildung zeigt, eine recht dicke Gewebsschicht, in welcher das Manubrium mallei eingebettet ist. Seine weitere Entwickelung und histologische Differenzierung steht in engem Zusammenhang mit der Ausbildung des Os tympanicum. Es legt sich dasselbe nämlich als reiner Deckknochen ohne knorpelige Vorstufe in seinem unteren vorderen Quadranten zunächst an, und zwar so, daß sich hier die Zellen jener das Trommelfell bildenden Gewebsplatte verdichten (1893 Dreyfuss, 1899 Broman). Gleichzeitig findet eine Aufhellung der Zellen, die medial von dieser Partie liegen, statt. Sie ordnen sich zu radiären Zügen an, welche von dem neugebildeten Stücke des Trommelfellringes zum Manubrium des Hammers ziehen. Das letztere und mit ihm natürlich auch die Trommelfellanlage richtet sich dabei immer mehr aus seiner horizontalen Lage auf. Indem nun dieser Prozeß der Knochenbildung und Umordnung der Zellen nach oben hin fortschreitet, entsteht ein Knochenring, von dessen innerem Rande die Trommelfellfasern nach dem Manubrium hin strahlen. Nur an einer Stelle bleibt der Ring unvollständig, das ist im oberen Teil, wo der Hammer in die Trommelfellanlage hineintritt. Hier kann sich also auch keine Faserschicht ausbilden, und es wird der freibleibende Raum durch embryonales Bindegewebe ausgefüllt, das bei seiner späteren Reduktion die Membrana flaccida bildet. Eine Oeffnung in derselben, ein sogen. Foramen Rivini, findet sich normalerweise nicht, sondern entsteht durch Einreißen der Membrana flaccida, die ja wegen des Mangels einer Membrana propria viel leichter zerreißlich ist als die Membrana tensa.

Es setzt sich dann die Membrana tensa des Trommelfelles, von außen nach innen gerechnet, aus 5 Schichten zusammen, 1) dem geschichteten Epithel des äußeren Gehörganges, 2) dem subcutanen Ge-

webe desselben, 3) der Membrana propria, 4) dem submukösen Gewebe der Paukenhöhlenschleimwand und 5) deren kubischem Epithel. Mit der am Ende des 5. Monats beim menschlichen Embryo beendigten Verknöcherung des Annulus tympanicus nähert sich das Trommelfell seiner definitiven Gestalt, die es ungefähr am Ende der Schwangerschaft erreicht. Das Trommelfell des Neugeborenen steht in seinen Dimensionen nur wenig hinter denen des Erwachsenen zurück (SIEBENMANN 1898).

Das Lumen des äußeren Gehörganges ist beim siebenmonatlichen menschlichen Embryo noch völlig verschlossen, da die untere Wand in ihrem inneren Teil dem Trommelfell, in ihrem äußeren Teil der oberen Gehörgangswand dicht anliegt (SYMINGTON 1885). Nach den Untersuchungen von SCHWALBE (1898) soll allerdings auch schon in dieser Embryonalperiode der

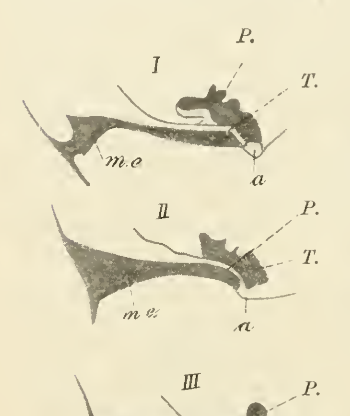


Fig. 143. Drei schematische Längsschnitte durch den äußeren Gehörgang und Trommelfell. I von einem 9-monatlichen Foetus. II von einem 2-monatlichen Kind. III von einem 6-monatlichen Kind. (Nach SYMINGTON 1885.) *m.e.* äußerer Gehörgang. *T.* Trommelfell. *P.* Paukenhöhle. *a.* Annulus tympanicus.

äußere Abschnitt des Gehörganges trichterförmig erweitert und nur durch Vernix caseosa verstopft sein (cf. Fig. 143). Die Erweiterung des Lumens wird hauptsächlich bedingt durch die Aufrichtung des Trommelfells.

Die Länge des Gehörganges nimmt bis zur Geburt stetig zu, dann aber wiederum ab in den ersten Monaten des extrauterinen Lebens, um nach dem 3. Monat wieder anzuwachsen (1885 SYMINGTON). Folgende Tabelle von SYMINGTON giebt darüber näheren Aufschluß:

	Alter	Länge des Bodens	Länge des Daches
1.	Foetus, 7 Monate	16 mm	10 mm
2.	„ 9 „	20 „	15 „
3.	„ 9 „	19 „	15 „
4.	Kind, 2 „	17 „	13 „
5.	„ 6 „	19 „	14 „
6.	„ 12 „	20 „	15 „
7.	„ 2 Jahre	22 „	16 „
8.	„ 5 „	23 „	16 „

Es soll noch kurz auf die Entwickelung des Trommelfells bei den Vögeln eingegangen werden, die eingehend von MOLDENHAUER (1877) beim Hühnchen bearbeitet worden ist. Wie schon p. 128 berichtet worden ist, geht die Bildung des äußeren Gehörganges beim Hühnchen von einer Grube aus, welche im Bereiche der 1. Schlundfurche ventral vom 1. Schlundloch gelegen ist (1887 KASTSCHENKO). Indem sich die Umgebung dieses äußeren Ohrgrübchens erhebt, wird das

primitive Trommelfell in die Tiefe versenkt, und es kommt zur Bildung eines äußeren Gehörganges, der jedoch niemals eine ansehnlichere Länge erreicht. Das Trommelfell hat von vornherein seine definitive Neigung, es nimmt anfangs an Dicke zu, um sich späterhin wieder zu verdünnen. Das primitive Trommelfell wird außen überzogen von einer zweischichtigen Epidermis, innen von dem Plattenepithel der Paukenhöhle. Dazwischen schiebt sich das Mesoderm, das anfangs aus rundlichen, später mehr platten Zellen besteht. Von den Zellen werden dann Fasern ausgeschieden, die zusammen mit den stark abgeplatteten Kernen die Membrana propria des Trommelfells ausmachen (1877 MOLDENHAUER).

Außerordentlich schwankende Zustände in Bezug auf die Ausbildung des äußeren Ohres zeigen bekanntermaßen die Reptilien. Vollständig fehlt dasselbe den Ophidiern, den Agamiden und allen grabenden Familien der Lacertilier, auch Chamaeleo gehört hierher. Da, wo das Trommelfell vorkommt, liegt es entweder frei zu Tage, wie bei vielen Lacertiliern und den Cheloniern, oder es wird durch eine Klappe verdeckt oder ist schließlich mehr oder weniger in die Tiefe versenkt, wie bei manchen Lacertiliern, den Geckoniden, Anguiden, Scinciden und bei Hatteria. Hier kommt es also zur Bildung eines äußeren Gehörganges, der häufig bis auf ein ganz minimales Lumen reduziert wird (1898 VERSLUYS). In allen diesen Fällen stellt das Trommelfell, ebenso wie bei den Anuren, einen mehr oder weniger modifizierten Teil der äußeren Haut dar, der manchmal, z. B. bei Hatteria, auf eine Bindegebsschicht reduziert erscheint.

Entwickelungsgeschichte der Ohrmuschel.

Schon bei den Reptilien (1892 SCHWALBE) treten in der Umgrenzung der 1. Schlundfalte kleine Höcker auf, welche teils dem Mandibular-, teils dem Hyoidbogen angehören. Sie erlangen jedoch keine größere Bedeutung und werden entweder zurückgebildet oder verschmelzen zu einem die äußere Oeffnung umgebenden Wulst. Aehnlich ist es bei den Vögeln (1877 MOLDENHAUER), unter denen sich nur bei den Eulen daraus eine häutige Klappe entwickelt. Auch bei manchen Säugetieren, z. B. den Monotremen, Cetaceen, Sirenen, Pinnipediern (mit Ausnahme von Otaria), manchen Edentaten und Insectivoren (Talpa und Scalops), verwachsen diese Auricularhöcker zu einem die äußere Ohröffnung umgebenden Ring (1898 SCHWALBE, 1893 KÜKENTHAL, 1893 BEAUREGARD). Bei allen übrigen Säugetieren und beim Menschen entwickelt sich jedoch aus diesen Auricularhöckern eine für die Schallaufnahme bestimmte Ohrmuschel. Am eingehendsten sind die einschlägigen Verhältnisse beim Menschen untersucht worden, und sie sollen deshalb auch als Grundlage unserer Darstellung dienen (1881, 1889 [und 1880—1885 A. L. III, 10] HIS; 1888, 1889, 1890, 1891, 1891*, 1893 GRADENIGO; 1889, 1889*, 1889†, 1891, 1898 SCHWALBE).

Die 1. Kiemenfurche erscheint schon frühzeitig von wulstigen Rändern umgeben. Aus ihnen differenzieren sich am Ende des 1. Monats 6 kleine Höcker heraus, die Auricularhöcker, Colliculi branchiales externi (cf. Fig. 141). Von ihnen gehören die 3 vorderen dem Mandibular-, die 3 hinteren dem Hyoidalbogen an (GRA-

DENIGO, SCHWALBE). Sie begrenzen den Meatus auditorius externus und lassen zwischen sich eine Grube, die Fossa angularis. Hinter den 3 hinteren Höckern wächst aus der Körperwand als selbständige Faltenbildung die freie Ohrfalte (SCHWALBE) hervor, aus welcher der größte Teil der Ohrmuschel hervorgeht.

Eine ähnliche Faltenbildung erscheint dann am dorsalen Ende der 1. Kiemenfurche, sie steht hinten mit der freien Ohrfalte in Verbindung, vorn bildet sie die vordere Begrenzung des 3. und 2. Höckers. Indem diese Falte mit der freien Ohrfalte und den beiden genannten Höckern verschmilzt, entsteht der ganze Zug der Helix, und zwar aus der ersteren plus dem 3. Höcker die Helix ascendens, aus der letzteren die Helix descendens. Da wo sich beide verbinden liegt im ausgebildeten Ohr die Satyrspitze,

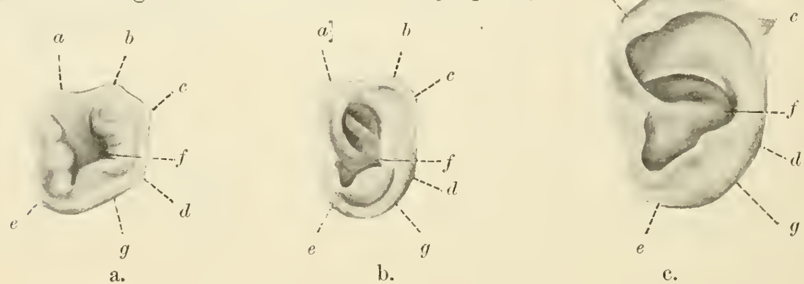


Fig. 144a—c. Ohrmuschel von einem 4-monatlichen, einem 6-monatlichen Embryo und einem Neugeborenen. *b* Scheitelspitze. *c* DARWIN'sche Spitze. *abcdgf* freie Ohrfalte. *afge* Hügelregion. (Nach SCHWALBE 1898.)

die DARWIN'sche Spitze dagegen entwickelt sich ungefähr in der Mitte des Verlaufs der freien Ohrfalte. Das Crus helicis entsteht durch Verwachsung des 2. Höckers mit dem 3. gleichfalls unter Vermittelung jener vorderen Falte. Die sich gegenüberliegenden beiden ventralsten Höcker 1 und 6 werden zum Tragus und Antitragus, während der 4. den Anthelix und der 5. die beim Menschen nicht ausgebildete Crista anthelicis inferior liefert. Der Lobulus entwickelt sich erst relativ spät als eine Verdickung des unteren Endes der freien Ohrfalte (SCHWALBE).

Wenn sich einmal die eben genannten Teile miteinander vereinigt haben, so beginnt der Helix sich von der Kopfwand abzuheben, es sind dann im 6. Monat schon alle Teile gut entwickelt, und das Ohr läßt an dem hinteren Rande der Helix 3 Winkel erkennen (siehe Fig. 144), die Satyrspitze, die DARWIN'sche Spitze und einen dem unteren Ende der freien Ohrfalte entsprechenden Winkel. Während es nun bei den Säugetieren zu einer mehr oder weniger mächtigen Entfaltung der freien Ohrfalte kommt, erfährt sie beim Menschen eine starke Reduktion und rollt sich an ihrem freien Rande ein.

Die Knorpel der Ohrmuschel erscheinen zuerst am Anfang des 3. Monats beim menschlichen Embryo, und zwar im oberen Teil der freien Ohrfalte (1898 SCHWALBE). Beim 20 mm langen Embryo stellt nach MÜNCH (1897) der Ohrknorpel eine einheitliche Platte dar, die durch den Isthmus in Muschel- und Gehörgangsknorpel geschieden ist. Auf dem ersteren, der ungefähr löffelförmig gestaltet ist, hebt

sich schon die Anthelix in Form zweier Leisten ab. Die Veränderungen, die nun in dieser einheitlichen Anlage auftreten, beruhen auf einem ungleichen Wachstum, einzelne Teile bleiben zurück, andere nehmen an Größe stark zu. So entstehen die beiden SANTORINI'schen Incisuren durch Schwund von Knorpelsubstanz. Wenn der Muschelknorpel das Epithel der freien Ohrfalte erreicht, bildet dasselbe gleichsam ein Hemmnis für seine weitere Ausdehnung und zwingt ihn, sich einzufalten. Für eine solche mechanische Auffassung der Ohrfaltung sprechen manche Thatsachen, so die Angaben von TATAROFF (1887),

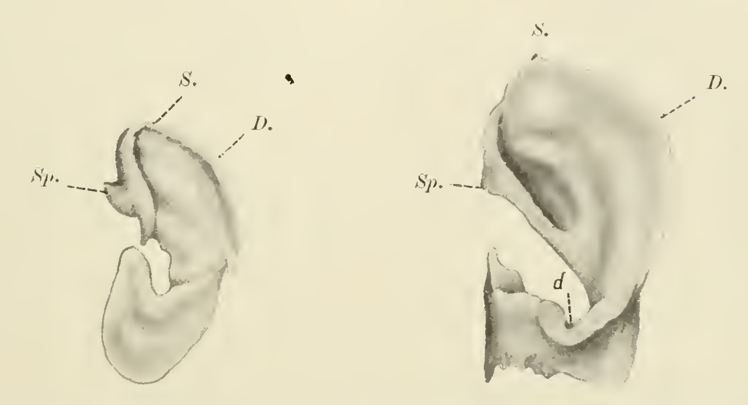


Fig. 145. Zwei Modelle vom linken Ohrknorpel zweier menschlichen Embryonen von 48 und 57 mm Scheitelsteißlänge (nach MÜNCH 1897). *S.* Ohrmuschel. *D.* DARWIN'sche Spitze. *Sp.* Spina helicis. *d.* Incisura intertragica.

daß beim Erwachsenen Fett und Haare überall da fehlen, wo die Haut, stark über den Knorpel gespannt ist, während beim Embryo die Haare gleichmäßig über die ganze Ohrmuschel verbreitet sind.

Beim Menschen bleibt der Ohrknorpel ein einheitliches Gebilde, bei den langohrigen Tieren bedingt die größere Entfaltung der freien Ohrfalte einen Zerfall des Knorpels in mehrere Stücke.

Die Muskeln des äußeren Ohres sind Abkömmlinge des Hyoidalbogens und sind phylogenetisch hervorgegangen aus dem Platysma (1886 und 1887 RUGE). Sie waren früher Kau- und ursprünglich Atemmuskeln.

Litteratur.

Albrecht, P. *Sur la valeur morphologique de la trompe d'Eustache et des dérivés de l'arc palatin, de l'arc hyoidien et de l'arc mandibulaire des vertébrés. Bruxelles* **1884.**

*__Alexander, G.__ *Ueber Entwickelung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LXX.* **1890.**

*— *Zur Entwickelung des Ductus endolymphaticus. Arch. Ohrenheilkde. Bd. LII.* **1901.**

Ayers, H. *On the origin of the internal ear and the functions of semicircular canals and cochlea. Milwaukee* **1890.**

— *Die Membrana tectoria — was sie ist, und die Membrana basilaris, was sie verrichtet. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**

— *Vertebrate cephalogenesis. II. A contribution to the morphology of the vertebrate ear, with a reconsideration of its functions. Journ. Morph. Boston. Vol. VI.* **1892.**

*) Konnten nicht mehr für das Manuskript benutzt werden.

Baer, C. E. v. *Ueber die Kiemen und Kiemengefäfse in den Embryonen der Wirbeltiere. Arch. Anat. u. Phys.* **1827.**
— *Ueber die Kiemenspalten der Säugetierembryonen. Arch. Anat. und Phys.* **1828.**
Baginsky, B. *Entwickelung der Gehörschnecke. Arch. mikr. Anat. Bd. XXVIII.* **1886.**
— *Zur Entwickelung der Gehörschnecke. Allgem. med. Centralzeitung. Jahrg. LV.* **1886.**
Beard, J. *On the segmental sense organs of the lateral line and the morphology of the vertebrate auditory organ. Zool. Anz. Bd. VII.* **1884.**
Beauregard, H. *Recherches sur l'appareil auditif chez les mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par.* **1893.**
Born, G. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten. Arch. mikr. Anat. Bd. XX.* **1883.**
Boettcher, A. *Bau und Entwickelung der Schnecke. Petersburger med. Zeitschr. Bd. XIV.* **1868.**
— *Ueber Bau und Entwickelung des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an Säugetieren. Verh. d. Kais. Leop.-Carol. Akad. Bd. XXXV.* **1869.**
Broman, J. *Ueber die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verh. Anat. Ges.* **1898.**
— *Ueber die Entwickelung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. XI.* **1899.**
Bruch, C. *Untersuchungen über die Entwickelung der Gewebe bei den warmblütigen Tieren. Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Bd. III und VI.* **1863—67.**
Burdach, K. H. *De foetu humano adnotationes anatomicae. Lipsiae* **1828.**
Cadiat. *Du développement des fentes et des arcs branchiaux chez l'embryon. Journ. de l'anat. et phys. Par.* **1883.**
Claudius, M. *Bemerkungen über den Bau der häutigen Spiralleiste der Schnecke. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. VII.* **1855.**
Corning, H. K. *Ueber einige Entwickelungsvorgänge am Kopf der Anuren. Morphol. Jahrb. Bd. XXVII.* **1899.**
Coyne, P. *Anatomie et développement des parties moëlles de l'oreille interne. Paris* **1876.**
Czinner und **Hammerschlag.** *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Corti'schen Membran. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1897.**
Deiters, O. *Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea. Bonn* **1860.**
***Denis, P.** *Recherches sur le développement de l'oreille interne chez les Mammifères. Arch de Biologie. Liège. T. XVIII.* **1902.**
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, VII. Mitteil. zoolog. Station Neapel. Bd. VI.* **1885.**
Dreyfuss, R. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. Morphol. Arb. Bd. II.* **1893.**
Dupuis, A. *Die Corti'sche Membran. Anat. Hefte. Bd. III.* **1898.**
Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* **1869.**
Engel, J. *Entwickelung des Auges und des Gehörorgans. Wien* **1853.**
Fraser, A. *On the development of the ossicula auditus in the higher mammalia. Philos. Trans. R. Soc. London. Vol. CLXXIII.* **1882.**
Frommann, C. *De auris internae formatione. Inaug.-Diss. Jena* **1854.**
Froriep, A. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Arch. Anat. und Phys.* **1885.**
Fürst, C. M. *Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz. Bd. XVII* **1900.**
Gadow, H. *On the modifications of the first and second visceral arches. Philos. Trans. R. Soc. Lond. Vol. CLXX.* **1888.**
Gaupp, E. *Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium von Rana fusca. Morphol. Arb. Bd. II.* **1898.**
Gellé. *Du développement de l'oreille moyenne dans la série des vertébrés. Gazette des hopitaux.* **1877.**
— *Gallertmasse der fötalen Paukenhöhle. Gazette médicale.* **1879.**
— *Développement de la partie flaccide de la membrane du tympan. Travaux du laboratoire de physiol. de la Faculté de médec. de Paris.* **1885.**
Gottstein, J. *Ueber den feineren Bau und die Entwickelung der Gehörschnecke des Menschen und der Säugetiere. Habilitationsschrift. Breslau* **1871.**
Gradenigo, G. *Die embryonale Entwickelung des Mittelohrs: die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitt. embryol. Inst. Wien. Heft IV.* **1887;** *auch in Medicinisch. Jahrb. N. F. Bd. II. Wien* **1887.**
— *Die Formentwickelung der Ohrmuschel mit Rücksicht auf die Morphologie und Teratologie derselben. Centralbl. f. med. Wiss.* **1888** *und Arch. per le scienze mediche. Vol. XII.* **1888.**

Gradenigo, G. *Die Entwickelung der Ohrmuschel beim Menschen und bei den Säugetieren. Zeitschr. f. Ohrenheilkde. Bd. XIX.* **1889.**

Gray. *On the development of the retina and the labyrinth. Philos. Trans. R. Soc Lond.* **1850.**

Gruber, J. *Zur Entwickelungsgeschichte des Hörorgans der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilkde. Jahrg. XII.* **1878.**

Günther, A. *Beobachtungen über die Entwickelung des Gehörorgans bei Menschen und höheren Säugetieren. Leipzig* **1842.**

Hammerschlag, V. *Ueber Entstehung und Wachstum der Corti'schen Membran. Verh. d. physiol. Clubs. Wien. Jahrg.* **1899/1900.**

Hardegger, J. *Das Faltungsgesetz der Ohrmuschel. St. Gallen.* **1900.** *Inaug.-Diss. Zürich.*

Hasse, C. *Beiträge zur Entwickelung der Gewebe der häutigen Vogelschnecke. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XVII.* **1867.**

— *Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbeltiere. Supplem. zu den Anatomischen Studien. Leipzig.* **1873.**

Hellmann. *Die Entwickelung des Labyrinths bei Torpedo ocellata. Verh. deutsch. otolog. Ges. Bd. VII. Vers. Würzburg. Jena* **1898.**

Hensen, V. *Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugetiere. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XIII.* **1863.**

— *Ueber Boettcher's Entwickelung und Bau des häutigen Labyrinths nach eigenen Untersuchungen. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. VI.* **1870.**

— *Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. Anat. und Phys.* **1878.**

— *Nachtrag zu meinen Bemerkungen gegen die Cupula terminalis. Arch. Anat. und Phys.* **1881.**

His, Wilh. *Mitteilungen zur Embryologie der Säugetiere und des Menschen. Arch. Anat. und Phys.* **1881.**

— *Zur Anatomie des Ohrläppchens. Arch. Anat. und Phys.* **1889.**

His, W. jun. *Zur Entwickelung des Acustico-facialisgebiets beim Menschen. Arch. Anat. und Phys. Suppl.* **1889.**

Hoffmann, C. K. *Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zur Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**

— *Over de Outwikkelingsgeschiedenis van het Gehoororgan etc. Natuurk. Verh. der koningkl. Ac. Deel. 28. Amsterdam* **1889.**

Hunt, D. *A comparative sketch of the early development of the ear and eye in the pig. Congr. internat. otolog. Soc. New York* **1876.**

— *On the development of the external ear passages. Amer. Journ. of the medical Sciences. New Ser. Vol. LXXIII.* **1877.**

Huschke, E. *Beiträge zur Physiologie und Naturgeschichte. Bd. I. Ueber die Sinne. Weimar* **1824.**

— *Ueber die Kiemenbögen am Vogelembryo. Isis.* **1826.**

— *Ueber die Kiemenbögen und Kiemengefäfse bei bebrüteten Hühnchen. Isis* **1827.**

— *Ueber die erste Bildungsgeschichte des Auges und Ohres beim bebrüteten Küchlein. Isis.* **1831.**

Jacoby, M. *Studien zur Entwickelungsgeschichte der Halsorgane der Säugetiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Berlin.* **1895.**

Jenny, R. *Die Entwickelung des Gehörorgans und das Hören. Bericht über die Thätigkeit der St. Gallischen naturwiss. Ges.* **1891.**

Johnson *und* **Sheldon.** *Notes on the development of the newt. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXIII.* **1883.**

Kaensche, C. *Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branch. in Petromyzon. Inaug.-Diss. Breslau* **1889.**

Kastschenko, N. *Das Schlundspaltensystem des Hühnchens. Arch. Anat. und Phys.* **1887.**

— *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugetieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XXX.* **1887.**

Keibel, H. *Ueber die Entwickelung des Labyrinthanhangs. Anat. Anz. Bd. XVI.* **1899.**

Ketel, H. *Ueber das Gehörorgan der Cyclostomen. Anat. Studien von C. Hasse. Heft 3. Leipzig.* **1872.**

Killian, G. *Die Ohrmuskeln des Krokodils nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musc. stapedius und des Stapes. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XXIV.* **1890.**

— *Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. V.* **1890.**

— *Ueber die Ohrmuskeln. Tagebl. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte. Heidelberg* **1889.**

Kölliker, A. *Der embryonale Schneckenkanal und seine Beziehungen zu den Teilen der fertigen Cochlea. Würzburg. naturwiss. Zeitschr. Bd. II.* **1861.**
Krause, R. *Entwickelungsgeschichte der häutigen Bogengänge. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXV.* **1890.**
— *Die Endigungsweise des Nerv. acusticus im Gehörorgan. Verh. Anat. Ges. Berlin.* **1896.**
— *Die Entwickelung des Aquaeductus vestibuli s. Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. XIX.* **1901.**
Kükenthal, W. *Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Jena* **1893.**
Kuhn, A. *Ueber das häutige Labyrinth der Reptilien. Arch. mikr. Anat. Bd. XX.* **1881.**
Kupffer, C. v. *Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 4. München* **1900.**
Laudenbach, J. *De la ration entre le développement des canaux semicirculaires et la coordination des mouvements chez les oiseaux. Journ. physiol. et pathol. générale. T. I.* **1899.**
Lee, F. S. *The functions of the ear and the lateral line in fishes. Amer. Journ. of Physiol. Vol. I.* **1898.**
Leydig, F. *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig* **1852.**
Liessner, F. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morphol. Jahrb. Bd. XIII.* **1888.**
Löwenberg, B. *Etudes sur les membranes et les canaux du limaçon. Gazette hébdom. de médec. chirurg. Paris* **1864.**
— *La lame spirale du limaçon de l'oreille de l'homme et des mammifères. Journ. de l'anat. et phys. Par. T. XV.* **1868.**
Lucas. *Le pavillon de l'oreille. Thèse. Bordeaux.* **1900.**
Luppino, A. *Contributo allo sviluppo della sfera esterna dell'organo uditivo nei mammiferi. Giorn. dell Associaz. Napol. dei med. e natural. Anno 8.*
Mall, F. B. *Entwickelung des Branchialbogen und -spalten des Hühnchens. Arch. Anat. und Phys.* **1887.**
— *Development of Eustachian tube, middle ear, tympanic membrane and meatus of the chick. Studies from the biolog. Laboratory of John Hopkins Univ. Baltimore.* **1888.**
de Meuron, P. *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Genève* **1886.**
Middendorp. *Het vliezig slakkenhuis in zjim wordingen in den ontwikkelden toestand. Groningen* **1867.** *Autoreferat in Monatsschr. f. Ohrenheilkde.* **1868.**
Mitrophanow, P. *Ueber die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. X.* **1890.**
Moldenhauer, W. *Zur Entwickelung des mittleren und äufseren Ohres. Morphol. Jahrb. Bd. III.* **1877.**
Münch, J. *Ueber die Entwickelung der Knorpel des äufseren Ohres. Morphol. Arb. Bd. VII.* **1897.**
Netto, F. *Die Entwickelung des Gehörorgans beim Axolotl. Inaug.-Diss. Berlin* **1898.**
Noorden, C. v. *Die Entwickelung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. Anat. und Phys.* **1883.**
Norris, H. W. *Studies on the development of the ear of Amblystoma. Journ. Morphol. Boston. Vol. VII.* **1892.**
Nuel. *Recherches microscopiques sur l'anatomie du limaçon des mammifères. Bull. Acad. des sciences de Belgique. T. XLII. Bruxelles* **1878.**
Owsjanikow, Ph. *Ueber das Gehörorgan von Petromyzon fluviatilis. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. VIII.* **1864.**
— *und* **Kowalewsky, A.** *Ueber das Centralnervensystem und Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XI.* **1868.**
Pappenheim, S. *Die specielle Gewebelehre des Gehörorgans nach Struktur, Entwickelung und Krankheit. Breslau* **1840.**
Peter, K. *Der Schlufs des Ohrgrübchens der Eidechse. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. LI.* **1901.**
Piersol, G. A. *Ueber die Entwickelung der embryonalen Schlundspalten und ihrer Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XLVII.* **1888.**
Poli, C. *Sviluppo della vesicola uditiva nei vertebrati, studio morfologico. Genova* **1896.**
— *Zur Entwickelung der Gehörblase bei den Wirbeltieren. Arch. mikr. Anat. Bd. XLVIII.* **1897.**
Pritchard, U. *The development of the organ of Corti. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIII.* **1878.**
Quénu. *Des arches branchiaux chez l'homme. Thèse. Paris* **1886.**
Rabl, C. *Ueber das Gebiet des Nerv. facialis. Anat. Anz. Bd. II.* **1887.**

Rathke, H. *Kiemen bei Vögeln. Isis.* **1825.**
— *Kiemen bei Säugetieren. Isis.* **1825.**
— *Briefliche Mitteilung an K. E. von Baer über Kiemenspalten beim menschlichen Embryo. Arch. Anat. und Phys.* **1827.**
— *Geschichte des Embryos der Fische in Burdach's Physiologie. Bd. II. Leipzig* **1828.**
— *Ueber das Dasein von Kiemenandeutungen bei menschlichen Embryonen. Isis.* **1828.**
— *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein. Riga und Dorpat.* **1832.**
Rauber, A. und **Moldenhauer, W.** *Ist die Tuben-Paukenhöhle Produkt des Vorderdarms oder der Mundbucht. Arch. f. Ohrenheilkde. Bd. XIIII.* **1879.**
Reichert, B. *Ueber die Visceralbögen der Wirbeltiere. Arch. Anat. und Phys.* **1837.**
Reissner, E. *De auris internae formatione. Inaug.-Diss. Dorpat* **1851.**
— *Zur Kenntnis der Schnecke im Gehörorgan der Säugetiere und des Menschen. Arch. Anat. und Phys.* **1854.**
Retzius, G. *Studien über den Bau des Gehörlabyrinths. I. Abt. Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm.* **1872.**
— *Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm* **1881/84.**
Rickenbacher, O. *Untersuchungen über die embryonale Membrana tectoria des Meerschweinchens. Anat. Hefte. Bd. XVI.* **1901.**
***Röthig** und **Brugsch.** *Die Entwickelung des Labyrinths beim Huhn. Arch. mikr. Anat. Bd. LIX.* **1902.**
Rosenberg, E. *Untersuchung über die Entwickelung des Can. cochlearis der Säugetiere. Inaug.-Diss. Dorpat.* **1868.**
Rüdinger, N. *Zur Entwickelung der häutigen Bogengänge des Ohres. Sitz.-Ber. math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XVIII.* **1888.**
— *Zur Anatomie und Entwickelung des inneren Ohres. Monatsschr. f. Ohrenheilkde. Jahrg. XXII.* **1888.**
Rückert, J. *Vorläufige Mitteilungen zur Entwickelung der Visceralbogen bei Säugetieren. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. und Physiol. München.* **1884.**
Ruge, C. *Ueber die Gesichtsmuskulatur der Halbaffen. Morphol. Jahrb. Bd. XI.* **1886.**
— *Untersuchungen über die Gesichtsmuskulatur der Primaten.* **1887.**
— *Das Knorpelskelet des äufseren Ohres der Monotremen, ein Derivat des Hyoidbogens. Morphol. Jahrb. Bd. XXV.* **1897.**
Sarasin, P. und **J.** *Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren Anno* **1884—86.** *Bd. II. Heft 4. Wiesbaden* **1890.**
Schäffer, O. *Ueber die fötale Ohrentwickelung, die Häufigkeit fötaler Ohrformen bei Erwachsenen und die Erblichkeitsverhältnisse derselben. Arch. Anthropolog. Bd. XXI.* **1892.**
Schenk, S. *Untersuchungen über die erste Anlage des Gehörorgans der Batrachier. Sitz.-Ber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1864.**
Schwalbe, G. *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen* **1887.**
— *Das Darwin'sche Spitzohr beim menschlichen Embryo. Anat. Anz. Bd. IV.* **1889.**
— *Inwiefern ist die menschliche Ohrmuschel ein rudimentäres Organ. Arch. Anat. und Phys.* **1889.**
— *Ueber die vergleichende Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Ohrknorpels. Deutsche med. Wochenschr.* **1889.**
— *Ueber Auricularhöcker bei Reptilien. Anat. Anz. Bd. VI.* **1891.**
— *Das äufsere Ohr im Handbuch der Anatomie des Menschen herausg. von K. v. Bardeleben. Jena.* **1898.**
Scott, W. B. *Notes on the development of Petromyzon. Journ. Morphol. Boston. Vol. I.* **1887.**
Sidoriak, H. *Zur Entwickelung des endolymphatischen Apparats bei den Fischen. Anat. Anz. Bd. XV.* **1898.**
Siebenmann, F. *Die ersten Anlagen von Mittelohrraum und Gehörknöchelchen des menschlichen Embryos. Arch. Anat. und Phys.* **1894.**
— *Mittelohr und Labyrinth im Handbuch der Anatomie. Herausg. von K. v. Bardeleben. Jena.* **1898.**
Solger, B. *Ueber funktionelle und phylogenetische Beziehungen der Seitenorgane zum Gehörorgan der Wirbeltiere. Kosmos. Bd. I.* **1886.**
Spemann, H. *Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskeletts von Rana temp. Zool. Jahrb. Bd. II.* **1898.**
Symington, J. *The external auditory meatus in the child. Journ. Anat. and Phys. London. Vol. XIX.* **1885.**
Swiecicki, v. *Zur ontogenetischen Bedeutung der kongenitalen Fissuren des Ohrläppchens. Arch. Anat. und Phys.* **1890.**
Tataroff, D. *Ueber die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Arch. Anat. und Phys.* **1887.**

Thompson, D'Arcy, W. *On the auditory labyrinth of Orthagoriscus Mola L. Anat. Anz. Bd. III.* **1888.**

Tuttle, A. H. *The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to first visceral cleft. Proceed. of. the Amer. Acad. of Arts and Sciences.* **1883/84.**

Urbantschitsch, V. *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Paukenhöhle. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1873.**

— *Ueber die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfells. Mitt. a. d. embryol. Inst. Wien. Bd. I. Heft 1.* **1877.**

— *Das Lumen des äufseren Gehörgangs bei Embryonen und Neugeborenen. Mitt. a. d. embryol. Inst. Wien. Bd. I. Heft 2.* **1878.**

Van Bambeke, Ch. *Recherches sur le développement du Pelobate brun. Mém. de l'Acad. Roy. de Belgique des sciences. T. XXXIV.* **1868.**

Van Bemmelen, J. F. *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anz. Bd. IX.* **1886.**

— *Ueber die Entwickelung der Kiementaschen und der Aortenbogen bei den Schildkröten untersucht an Embryonen von Chelonia viridis. Anat. Anz. Bd. VIII.* **1893.**

Van Beneden, E. *Recherches sur l'oreille moyenne der Crocodiliens et ses communications multiples avec le pharynx. Arch. biol. T. III.* **1882.**

Versluys, J. *Die mittlere und äufsere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. Zool. Jahrb. Bd. XII.* **1898.**

Villy, F. *The development of the ear and the accessory organs in the common frog. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XXX.* **1890.**

Weber, E. H. *De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae* **1820.**

Wendt, H. *Ueber das Verhalten der Paukenhöhle beim Foetus und beim Neugeborenen. Arch. f. Heilkunde. Bd. XIV.* **1873.**

Winiwarter, von. *Untersuchungen über die Gehörschnecke der Säugetiere. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.* **1870.**

Zuckerkandl, E. *Zur Entwickelung des äufseren Gehörgangs. Monatsschr. f. Ohrenheilkde.* **1873.**

Siebentes Kapitel[1]).

Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere.

Von

August Froriep, Tübingen.

Einleitung.

Die Entwickelung des Auges nimmt innerhalb der Bildungsgeschichte der Sinnesorgane der Vertebraten eine Sonderstellung ein. Die von K. E. v. BAER (1828) beim Hühnchen entdeckte Entstehung des Sehorgans als hohle Hervortreibung des Vorderhirnbläschens, diese, wie L. KESSLER (1877) schreibt, „interessanteste Thatsache, die über die Entwickelung des Auges überhaupt ermittelt werden konnte", hat in der That nicht ihresgleichen. Alle anderen Sinnesorgane entstehen durch Differenzierung der embryonalen Epidermis, d. h. desjenigen Teiles des Ektoderms, der nach Absonderung des Medullarrohres übrig bleibt, und sie treten mit den Produkten des letzteren, den Centralorganen des Nervensystems, erst sekundär in Verbindung. Hier dagegen schnürt sich ein Teil der Wand des Medullarrohres selbst von diesem ab und wird zur Retina, dem lichtrecipierenden Endorgan, welches demnach nicht direkt, sondern indirekt vom Ektoderm abstammt und bei dessen Entstehung die Epidermis völlig unbeteiligt bleibt.

Was aber nicht minder merkwürdig: an der Stelle, wo jenes centrale oder encephalogene Sinnesorgan an die Peripherie tritt, da produziert die Epidermis einen Hilfsapparat, der zwar bei seinem Auftreten einige Aehnlichkeit mit der Anlage peripherischer oder epidermogener Sinnesorgane darbietet, jedoch niemals nervöse Funktionen gewinnt, sondern in eigentümlicher Weise sich zu einem dioptrischen Instrument, der Krystalllinse, ausgestaltet.

Wenn man bedenkt, daß zu diesen, zwar beides ektodermalen, aber doch sehr differenten Bildungen, Retina und Linse, nun weiter noch allerlei Produkte des Mesoderms, vor allem die Augenmuskeln hinzukommen, welch letztere allem Anscheine nach ursprünglich in anderen Beziehungen entstanden und erst sekundär in den Dienst des Lichtreceptionsapparates[2]) getreten sind, so wird man BALFOUR

---

1) Die in diesem Kapitel wiedergegebenen Photogramme wurden von Dr. FR. W. MÜLLER mit den Apparaten der Tübinger Anatomie aufgenommen.

2) Statt der bisher gebräuchlichen Ausdrücke „percipieren" und „Perceptionsorgane oder -apparate" schreibe ich „recipieren" etc. im Anschluß an BEER, BETHE und v. UEXKÜLL (1899, p. 278).

(A. L. II, 1881) recht geben, der das Auge der Wirbeltiere „unzweifelhaft das komplizierteste Organ dieser Tiergruppe“ nennt.

Und im Hinblick auf diese hohe Komplikation im Bau des Sehorgans wird man auch Gegenbaur's (1898) Erstaunen darüber teilen, daß „in der ganzen Reihe der Wirbeltiere keine niederen Zustände desselben erkennbar“ sind. Von den Cyclostomen angefangen, deren Augen hauptsächlich infolge von Rückbildung einige Abweichungen darbieten, zeigt in der Reihe der Cranioten kein anderes Organ eine solche Gleichförmigkeit der wesentlichen Organisationsverhältnisse. Fertig, wie Athene aus dem Haupte des Zeus, tritt das Vertebratenauge in die Erscheinung, und zwar erweist sich wie die vergleichende Anatomie, auch die Embryologie diesem Organe gegenüber machtlos. Mögen wir Selachier oder Säugetiere, Amphibien oder Reptilien und Vögel untersuchen, wir finden wohl Verschiedenheiten im einzelnen, aber im großen und ganzen sind die eigentlich morphogenetischen Vorgänge in allen Klassen die gleichen, und sie sind geradezu verblüffend durch die Raschheit und Sicherheit, mit der höchst komplizierte und zugleich sehr zweckmäßige Endstadien erreicht werden durch Anfangs- und Zwischenstadien hindurch, für deren Zustandekommen phylogenetisch verständliche Motive fehlen oder wenigstens sich nicht mit irgend einem Grad von Sicherheit nachweisen lassen.

Und ebenso unsicher sind bisher die Resultate der Vergleichung des Wirbeltierauges mit Augen Wirbelloser. Zwar fehlt es hier nicht an Anknüpfungspunkten auf beiden Seiten, aber die trennende Kluft ist so weit, daß die mannigfachen Versuche, die Brücke zu schlagen, einen festen Halt noch nicht gewonnen haben. Die Hypothesen von Ray Lankester (1880), Balfour (A. L. II, 1881), Anton Dohrn (1885), J. v. Kennel (1891) und Th. Boveri (1904) haben das Problem von verschiedenen Seiten gefaßt und zu durchdringen gesucht, die Fragestellung auch wesentlich geklärt. Aber so geistreich die vorgetragenen Kombinationen auch sind, die fundamentale Schwierigkeit vermögen sie nicht zu beseitigen, die meines Erachtens nicht nur in der Umkehr der Receptionsrichtung, sondern besonders auch in der Tatsache beruht, daß der Ektodermbezirk, aus dem die Retina der Wirbeltiere entsteht, schon vor seiner Absonderung gewisse, für das nervöse Centralorgan charakteristische Wachstums- und Differenzierungsvorgänge des Epithels durchmacht, die Retina demnach nicht etwa bloß ein Abkömmling der Medullarplatte, sondern im vollen Sinne des Wortes ein Teil des Gehirns ist.

Augen der Wirbellosen.

Unter den Augen der Wirbellosen[1]) sind sowohl anatomisch und physiologisch, wie auch hinsichtlich ihrer Entwickelung diejenigen der Arthropoden und der Mollusken am besten bekannt.

1) Wir beschränken den Begriff Augen auf die Bildaugen, d. h. die Sehorgane mit Bildreception (Hesse 1902, p. 639) oder Idirorgane (Beer 1901, p. 9) und lassen demnach die im Bereich der Wirbellosen so mannigfach vertretenen Sehorgane ohne Bildreception (Hesse), Photirorgane (Beer) ganz außer Betracht. Es handelt sich ja hier nur darum, die morphologisch bedeutsame Sonderstellung des Vertebratenauges gegenüber den physiologisch teilweise so ähnlichen Formen von Sehorganen Wirbelloser zu veranschaulichen, was durch Heranziehung der Entwickelungsgeschichte einiger Ocellen (Simpelaugen, Beer) und einfacher Blasenaugen (Cameraaugen, Beer) wohl in ausreichender Weise geschehen kann.

Fig. 146 giebt die Entwickelung der einfachen Augen (Ocellen) einer **Insektenlarve** nach W. PATTEN wieder.

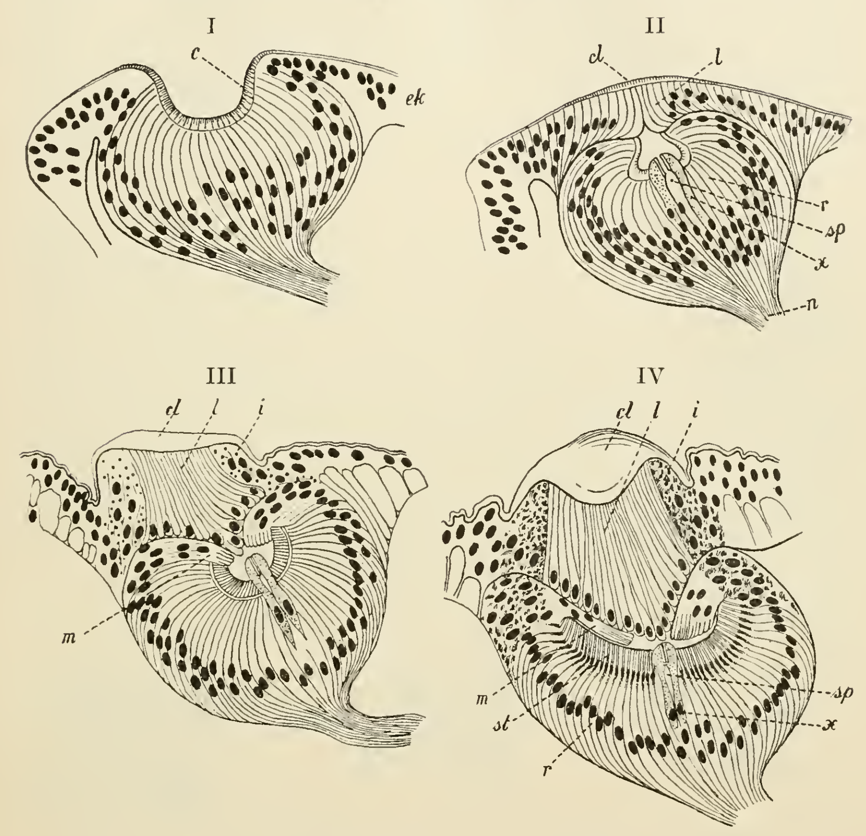


Fig. 146 I—IV. Vier Entwickelungsstadien eines Ocellus der Aciliuslarve. Nach W. PATTEN (1889). Vergr. ca. 400:1. *c* cuticularer Stäbchensaum. *cl* Chitinlinse. *ek* Epidermis. *i* pigmentierte Epidermiszellen (sog. Iris). *l* linsenbildende Epidermiszellen. *m* invertierte Wand des Augenbechers, Mittelschicht. *n* Sehnerv. *r* Retina, Sehzellen. *sp* Vertikalspalt der Retina. *st* Stäbchen der Sehzellen. *x* Zellen, welche den Vertikalspalt begrenzen.

Dieselben entstehen durch Verdickung und grubenförmige Einsenkung eines kreisrunden Feldes der Oberhaut. Die Epidermiszellen wachsen am Grund der Grube stark in die Länge und nehmen Spindelgestalt an (I), so daß sie im ganzen einen zwiebelförmig verdickten Kelch darstellen, dessen Höhlung von einem cuticularen Stäbchensaum (*c*), den späteren Sehstäbchen (IV, *st*) ausgekleidet ist, während die basalen Enden der Zellen in die Fasern des Sehnerven (*n*) übergehen. Indem nun in der Folge diese zwiebelförmig verdickte Einsenkung, die zur Retina (*r*) wird, sich von der Epidermis ganz abtrennt, schließt sich die letztere über ihr und verdickt sich durch Verlängerung ihrer Zellen von neuem (II). Diese zweite Epidermisverdickung (*l*) drängt abwärts (III) in die Höhlung des Augenkelches (wobei der letztere sich abflacht zur Ebnung des Augengrundes und Vertikalstellung der Stäbchen (IV), und seine Randzellen sich horizontal umlegen zur Bildung einer invertierten

Mittelschicht, *m*); aufwärts dagegen, nach der freien Oberfläche zu, liefert sie als cuticulare Abscheidung eine bikonvexe Chitinlinse (*cl*). Im Randgebiet (*i*) sowohl der linsenbildenden Epidermisverdickung (*l*, des sog. Glaskörpers), wie auch der Retina (*r*) tritt reichliches Pigment auf, wegen dessen diese Teile nun vergleichsweise als Iris und Ciliarkörper bezeichnet werden. Einige Zellen in der Mitte der Retina differenzieren sich in besonderer Weise und begrenzen den sogenannten Vertikalspalt (*sp*), der jedoch als eine specifische Eigentümlichkeit des Aciliusauges hier nicht in Betracht kommt.

Für uns ist der geschilderte Entwickelungsgang insofern von Interesse, als hier deutlich zwei Prozesse unterschieden werden können, die sich aber an derselben Stelle der Oberhaut nach einander abspielen, zuerst die blasenförmige Abschnürung der Retinalanlage, dann eine zweite Einsenkung der Epidermis zur Abscheidung der cuticularen Linse.

Ein derartiger, sozusagen zweiaktiger Entwickelungsmodus des Auges kommt in gleicher Deutlichkeit in anderen Kreisen der Wirbellosen nicht vor, nur bei den dibranchiaten Cephalopoden findet sich eine Andeutung davon, während im allgemeinen im Molluskenauge die Linse ein Produkt derselben ersten und einzigen Ektodermeinsenkung ist, welche auch die Retina liefert.

Die Figuren 147 I—V zeigen die Entwickelung des Auges einer **Nacktschnecke** nach Meisenheimer.

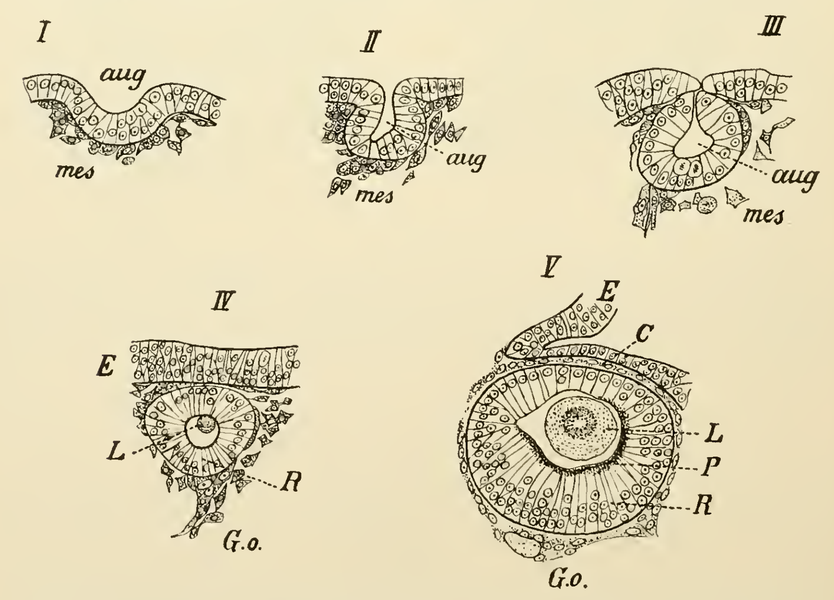


Fig. 147 I—V. Fünf Entwickelungsstadien des Auges von Limax maximus L. Nach J. Meisenheimer (1898). *aug* Augengrube. *C* Cornea. *E* Epidermis. *G.o* Ganglion opticum. *L* Linse. *mes* mesodermales Gewebe. *P* Pigment. *R* Retina, Sehzellen.

An der Basis des ersten Tentakelhöckers senkt sich das Ektoderm grubenförmig ein (I), die Grube vertieft sich zu einem birnförmigen Säckchen (II) und schnürt sich von dem Oberflächenepithel ganz ab (III).

Von den Wandzellen des so gebildeten Bläschens, das dicht unter der Epidermis liegen bleibt, wird nun eine stark lichtbrechende, mit Osmiumsäure sich schwarz färbende Substanz ausgeschieden, die in dem Lumen des Bläschens zuerst in mehreren verschieden großen Tropfen auftritt, dann zu einem einzigen, annähernd kugeligen Körper (*L*) sich vereinigt (IV). Die so gebildete Linse liegt der distalen, d. h. der Oberfläche zugekehrten Wand des Bläschens an, welche vorläufig noch den gleichen Durchmesser zeigt, wie die proximale. Mit der letzteren verbinden sich jetzt Ganglienzellen (*G.o*), die vom Cerebralganglion aus herangerückt sind und so das Ganglion opticum herstellen. Gleichzeitig wächst mesodermales Bindegewebe (*mes*) auch zwischen Bläschen und Ektoderm hinein zur Bildung einer Bindegewebslage (*C*), die später als Cornea bezeichnet wird. Beim weiteren Wachstum bilden sich die beiden Wandungen der Augenblase verschieden aus (V); die proximale (*R*, Retina) wird zu einem mehrschichtigen Cylinderepithel, in dessen dem Lumen zugekehrten Zellenenden sich Pigment (*P*) ablagert; die distale bleibt streng einschichtig, die Kerne rücken nach außen, und die Zellsubstanz hellt sich auf. Die Linse (*L*) vergrößert sich allmählich mehr und mehr und wird zu einem annähernd kugelförmigen, stark lichtbrechenden Körper, der, dem inneren Epithel der Cornea angelagert, den Binnenraum der Augenblase zu einem großen Teile ausfüllt; sie besitzt eine eigentümlich körnige, konzentrische Struktur im Innern, die schon frühzeitig auftrat.

Auch die Augen der **dibranchiaten Cephalopoden**, die höchstdifferenzierten im ganzen Bereiche der Wirbellosen, stehen gleichwohl hinsichtlich ihrer Entwickelung anderen Molluskenaugen sehr nahe, die Linse ist auch bei ihnen, wenigstens in der Hauptsache, ein Produkt der ersten Ektodermeinsenkung, d. h. der blasenförmigen Retinalanlage.

Die Figuren 148 I—V geben hiervon eine Anschauung nach den Abbildungen von Grenacher (IV und V) und Ray Lankester (I—III).

Die Augengrube (I) ist bei ihrem Auftreten im Vergleich zum Gastropodenauge (Fig. 147) auffallend breit und flach, ihr Boden zeigt ein beträchtlich dickeres Epithel als die Umgebung. Die Abschnürung erfolgt dadurch, daß die Ränder der Grube als dünne Epithelfalten sich erheben, einander zuneigen und schließen (Fig. 148 II). Die so entstehende erste Augenblase ist linsenförmig abgeplattet, ihre proximale Wand (*R*) von Anbeginn sehr viel mächtiger als die distale, durch die Vereinigung der Falten entstandene. Fig. 148 III zeigt diese erste Augenblase durch Wachstum ihrer Wandungen vergrößert, der proximalen Wand, die zur Retina wird, nähert sich ein Haufen von Ganglienzellen (*G.o.*), und neben der Augenblase ist die Verdickung des Ektoderms zu sehen, aus der sich später der sog. „weiße Körper", ein lymphoides, thymusähnliches Organ, entwickelt (*wK*).

Diese Augenblase ist jetzt (III) von mesodermalem Bindegewebe ganz umgeben und gleicht infolgedessen durchaus dem Gastropodenauge mit seiner primitiven Cornea. Am Rande der letzteren oder auf ihrer äußeren Fläche erhebt sich nun aber eine Ringfalte und bildet sozusagen eine zweite Augengrube (IV) an derselben Stelle, wo früher die erste entstanden war, dieser auch ähnlich, nur daß der Boden sich nicht verdickt.

Kölliker (1844) hatte angenommen, daß diese zweite Augengrube

die Linse liefere, und sie dementsprechend Linsengrube genannt. Grenacher (1874) wies dagegen nach, daß die Abscheidung der Linse in der Hauptsache an der Innenfläche der distalen Wand der ersten Augenblase

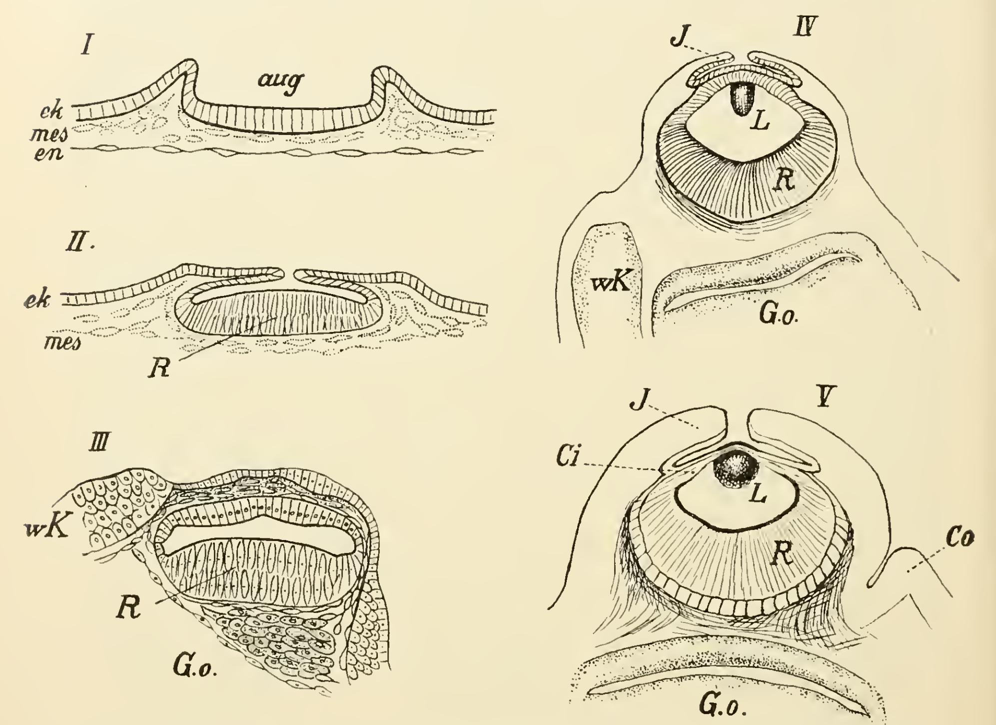


Fig. 148 I—V. Fünf Entwickelungsstadien des Auges eines dibranchiaten Cephalopoden. Fig. I—III nach E. Ray Lankester (1875); Fig. IV und V, schwächer vergrößert, nach H. Grenacher (1874). *aug* Augengrube. *Ci* Ciliarkörper. *Co* erstes Auftreten der Cornealfalte. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *G.o* Ganglion opticum. *J* Iris. *L* primäre Linse (hinteres Linsensegment). *mes* mesodermales Gewebe. *R* Retina, Sehzellen. *wK* Anlage des „weißen Körpers“.

erfolgt, als eine Cuticularbildung, welche zunächst als konischer Zapfen (IV, *L*) dem sie abscheidenden Epithel mit breiter Basis aufsitzt. Dieses primär, nach Art der Gastropodenlinse entstandene Gebilde wird später zum sog. „hinteren Linsensegment“, d. h. zur Hauptmasse der Linse. Das Wachstum erfolgt durch Auflagerung konzentrischer Schichten und nähert das Gebilde der Kugelgestalt (V, *L*), nur die der Matrix aufsitzende Fläche bleibt ein wenig abgeplattet. Dieser Defekt nun wird in der Folge ergänzt durch eine am Boden der zweiten Augengrube nach der freien Fläche zu entstehende Cuticularbildung, die sich als flache Calotte, sog. „vorderes Linsensegment“, vor die primäre Linse lagert.

Inzwischen hat sich das der primären oder Gastropodencornea entsprechende Bindegewebe des in III wiedergegebenen früheren Stadiums im Bereich der Linsenabscheidung zurückgebildet. Infolgedessen steht der Boden der zweiten Augengrube, soweit er zur Matrix des vorderen Linsensegmentes wird, in unmittelbarer Berührung mit der distalen Wand der ersten Augenblase, soweit diese als Matrix des hinteren Linsensegmentes fungiert

hat. Beide verschmelzen miteinander und bilden sich zu der dünnen Membran um, welche auch noch im ausgebildeten Auge vorderes und hinteres Linsensegment voneinander trennt und mit ihrem Rande in den sogenannten Ciliarkörper (Fig. 148 V, *Ci*; Fig. 149 C, *Co. ep.*) sich fortsetzt. Der letztere entspricht in seiner Lage den bei der Linsenbildung unbeteiligt gebliebenen Abschnitten einerseits der distalen Wand der ersten Augenblase, andererseits des Bodens der zweiten Augengrube. Zwischen diesen beiden ektodermalen Epithellagen bleibt in dem angegebenen Bereich das mesodermale Gewebe erhalten und liefert Stroma und Muskulatur des Ciliarkörpers.

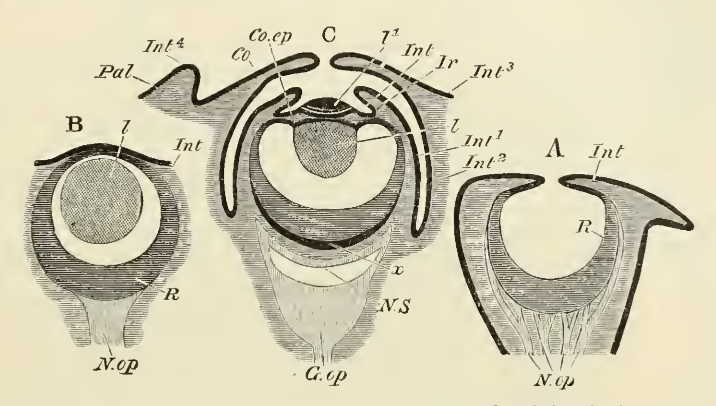


Fig. 149 A—C. Drei schematische Durchschnitte durch Molluskenaugen. Nach H. GRENACHER (1874), aus BALFOUR's Handbuch (1881).

A. Tetrabranchiater Cephalopode, Nautilus. *Int* Rand der offenen persistierenden Augengrube, sog. Iris. *N.op* Sehnerv. *R* Boden der Augengrube, Retina.

B. Gastropode, Limax. *Int* Integument am Rand der primären Cornea. *l* primäre Linse. *N.op* Sehnerv. *R* Retina.

C. Dibranchiater Cephalopode (oigopsid). *Co* Corneafalte (sekundäre Cornea). *Co.ep* Ciliarkörper. *G.op* Ganglion opticum. *Int* Boden der zweiten Augengrube, vorderes Epithel des Ciliarkörpers. Int^1, Int^2 innere und äußere Wand der vorderen Augenkammer. Int^3 äußeres Integument der Cornealfalte. Int^4 Augenlidfalte. *l* primäre Linse, „hinteres Linsensegment". l^1 sekundäre Linse, „vorderes Linsensegment". *Ir* Iris. *N.S* Nervenschicht zwischen Retina und Gangl. opticum. *Pal* Anlage des Augenlides. *x* accessorische Schicht der Retina.

Es bleiben nun nur noch Iris, Cornea und Lider zu besprechen, drei Gebilde, deren Entstehung am Cephalopodenauge wie eine dreimalige Wiederholung desselben Vorganges erscheint.

Zur Iris wird die schon beschriebene Ringfalte der zweiten Augengrube (Fig. 148 IV, *J*), und so versteht es sich, daß die mesodermalen Anlagen für Bindegewebe und Muskulatur der Iris an ihrer Basis (Ciliarrand) mit den peripherischen Teilen des Ciliarkörpers kontinuierlich zusammenhängen. Indem nun weiterhin eine ähnliche Ringfalte des Integumentes (*Co*) sich bildet an oder wenig hinter dem Aequator, d. h. ungefähr entsprechend der Basis des prominierenden Teiles des Augapfels, und den letzteren umwächst, kommt die Cornea und Sclera, und durch einen ganz ähnlichen Vorgang später (Fig. 149 C, *Pal*) das Paar der Augenlider zustande. Die Aehnlichkeit der Bildung von Cornea und Lidern dokumentiert sich am deutlichsten dadurch, daß auch die Cornealfalten bei zahlreichen Gattungen (welche nach diesem Merkmal bekanntlich als

Oigopsiden oder Offenäugige zusammengefaßt werden) nicht zum Schluß gelangen, sondern auch im ausgewachsenen Tier, wie es in Fig. 149 C wiedergegeben ist, eine mehr oder weniger große Oeffnung begrenzen, durch die das Meerwasser, in die sog. vordere Augenkammer frei eintretend, Linse und Iris bespült.

Ueberblicken wir die geschilderten Entwickelungsvorgänge, so stellt sich, wie oben schon bemerkt wurde, das Molluskenauge, trotz der hohen Differenzierung, die es bei den Dibranchiaten gewinnt, doch als ein prinzipiell primitives dar und zeigt im ganzen Stamm einen einheitlich typischen Bau. Um so auffallender sind einige Ausnahmen, die bekannt geworden.

Die von C. Semper (1877) beschriebenen Augen am Rücken von **Onchidium**, einer schalenlosen Pulmonate der tropischen Meeresufer (Fig. 150), sind im ganzen sehr einfach gebaut, nur zeigen sie die merkwürdige Eigentümlichkeit, daß die Sehzellen verkehrt stehen, d. h. ihre Stäbchen, wie im Wirbeltierauge, nicht der Linse, sondern der Sclera zukehren, und der Sehnerv dementsprechend die Retina durchbrechen muß, um sich an deren Innenfläche als Nervenfaserschicht auszubreiten. Infolge dieser Anordnung muß hier, wie im Wirbeltierauge, ein blinder Fleck vorhanden sein, und derselbe ist auch, wie Semper angiebt, durch die Pupille hindurch im Augenhintergrund zu erkennen.

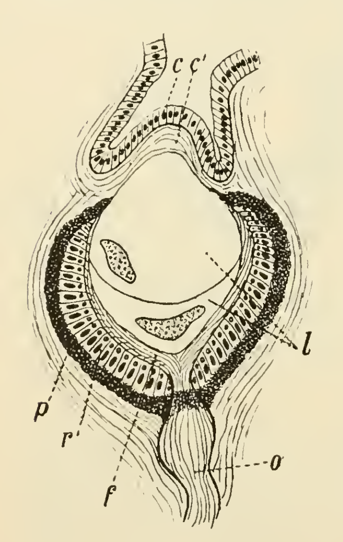


Fig. 150. Schematischer Durchschnitt durch ein Rückenauge von Onchidium. Nach C. Semper (1877). *c* und *c'* Epithel und Bindegewebe der Cornea. *l* Linse, bestehend aus sehr großen Zellen, die den Augenbecher ganz ausfüllen. *o* Sehnerv. *f*, *r*, *p* Nervenfaserschicht, Stäbchenzellen- und Pigmentschicht der Retina.

Eine andere Ausnahme in der Reihe der Molluskenaugen bilden die Mantelaugen der **Pilgermuschel**, deren Bau in Fig. 151 nach W. Patten wiedergegeben ist. Hier kommt zu der Umkehr der Sehzellen, die wie im Onchidiumauge ihre Stäbchen vom Lichte weg der Sclera zuwenden, noch die weitere Vertebratenähnlichkeit, daß die Retina nicht nur aus Sehzellen und Nervenfasern besteht, sondern auch eine relativ mächtige Lage von Ganglienzellen führt, die wie im Wirbeltierauge der Basalfläche des Sehepithels vorgelagert sind und wie dieses von den zu recipierenden Lichtstrahlen durchsetzt werden müssen. Bemerkenswert ist dabei das Verhalten des Sehnerven, der nicht wie bei Onchidium die Pigmentschicht durchbricht, sondern, in 2 Aeste geteilt, den Augenbecher umgreift und in dessen invertierte Wand vom Rande her einstrahlt.

Eine genauere Kenntnis der Entwickelung dieser beiden merkwürdigen Formen des Molluskenauges, insbesondere des Zustandekommens der invertierten Retina in dieser doch zweifellos an Ort und Stelle von der Epidermis abgeschnürten Augenblase, würde im Hin-

blick auf die entsprechende Schichtenfolge in der Vertebratenretina von besonderem Interesse sein, zur Zeit aber liegt hier wenig Sicheres vor.

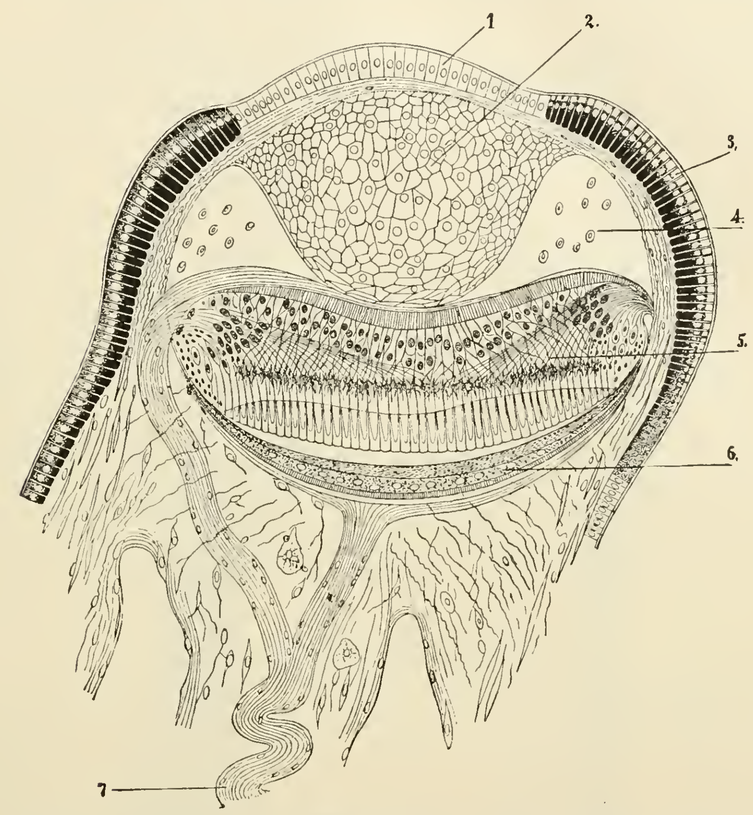


Fig. 151. Schnitt durch ein Mantelauge von Pecten. Nach W. PATTEN (1886), aus HATSCHEK's Lehrbuch. *1* Epithel der Cornea. *2* Linse (soll nach PATTEN vom Bindegewebe der Cornea gebildet werden). *3* pigmentierte Epidermis in der Umgebung der Cornea (begrenzt die Pupille). *4* Blutsinus in der Umgebung der Linse. *5* Retina, bestehend von vorn nach hinten aus: innere Faserschicht, Ganglienzellenschicht, äußere Faserschicht, Sehzellen und Stäbchen. *6* Pigmentepithel, vor welchem das Tapetum. *7* Sehnerv, in 2 Aesten den Augenbecher umgreifend.

Dasselbe gilt in Bezug auf das Auge der **Ascidienlarven** (*au* Fig. 152).

Dieses ist das einzige uns bekannte Auge, welches mit der Augenblase der Wirbeltiere verglichen, ihr wahrscheinlich homologisiert werden darf, ein reines Gehirnauge.

Die Sehzellen liegen in der Wand des Medullarrohres, sind integrierende Bestandteile desselben und kehren ihre Stäbchenenden (die durch die Pigmentmasse verhüllt sind) dem Lumen desselben zu. Auf der Pigmentmasse sitzt eine wahrscheinlich vom Sehepithel selbst ausgeschiedene cuticulare Linse mit aufgelagertem Meniskus und ragt in den Ventrikelraum frei vor; Lichtstrahlen, welche durch diese Linse den Sehzellen zugeführt werden sollen, müssen zuvor Körperbedeckung und Hirnwand, welche beide transparent sind, durchsetzen, so daß die

letztere zusammen mit dem Ventrikel, d. h. also die Wand der sog. „Sinnesblase“, gewissermaßen als Cornea und der von ihr eingeschlossene Hohlraum als vordere Augenkammer fungiert.

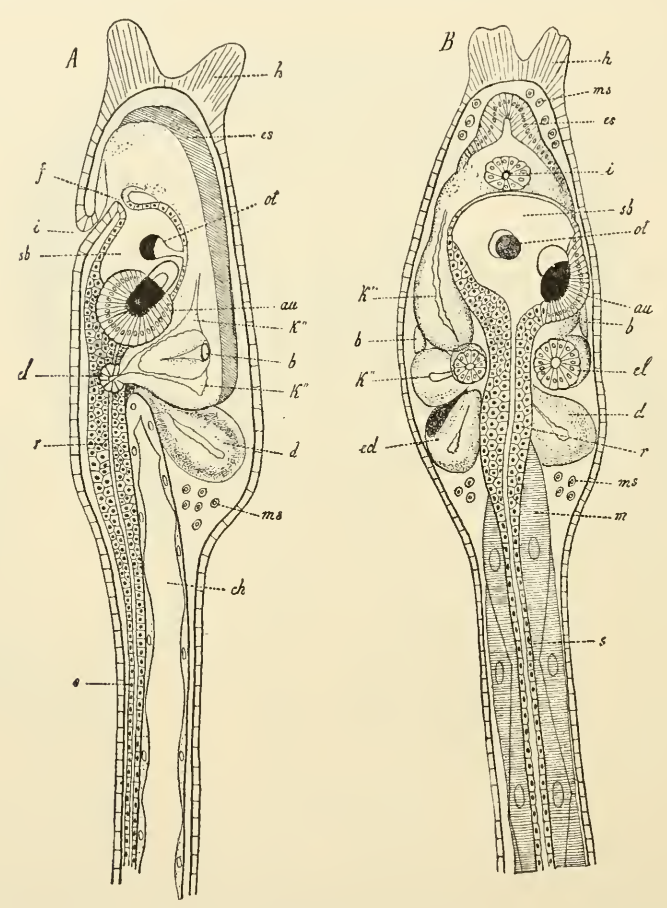


Fig. 152. Vorderer Körperabschnitt der frei schwimmenden Larve von Ascidia mammillata. Nach A. Kowalewsky (1871), aus Korschelt und Heider's Lehrbuch. A Seitenansicht, B Dorsalansicht. *au* Auge (Sehepithel, Pigmentmasse und Linse mit Meniskus). *ch* Chorda. *d* Darmkanal. *es* Endostyl. *f* Flimmergrube. *k, k'* Kiementaschen. *m* Schwanzmuskeln. *ms* Mesenchymzellen. *ot* Otholith. *r, s* Medullarrohr. *sb* Sinnesblase (Gehirnventrikel?).

So gefaßt, könnte die ganze Sinnesblase einem primären Epidermisauge, wie die Blasenaugen der Mollusken solche darstellen, verglichen werden; dem würde jedoch der sehr eigentümliche Befund im Wege stehen, daß diese Augenblase zugleich eine Gehörblase wäre, da an ihrer Wand, neben Linse und Retina, auch eine Crista acustica mit Otolith sich findet (C. Kupffer 1872, p. 386—392). Man wird also daran festzuhalten haben, daß das Tunicatenauge ein spezifisch differenzierter Bezirk der Medullarwand, und daß vollkommene Transparenz der Körpergewebe die Vorbedingung seiner Funktionsfähigkeit ist.

Würde man sich nun vorstellen, daß ein derartiges Binnenauge des Gehirnrohrs sich ausgedehnt, als Blase hervorgedrängt und dann in sich selbst zurückgestülpt hätte, so würde der Augenbecher des embryonalen Vertebratenauges im Prinzip gegeben sein. Pigment und Linse (so müßte man sich vorstellen) wären im Laufe der supponierten Umgestaltungen verloren gegangen; dafür hätte das proximale Blatt der invertierten Augenblase die Rolle der Pigmentbildung übernommen, und eine Linse wäre dem Organ von seiten des gegenüberliegenden Epidermisbezirks neu geliefert worden.

Leider fehlt für diese Vorstellungsreihe die objektive Unterlage, oder ist wenigstens gar zu schmal, um ihr als wirkliche Grundlage dienen zu können. Dazu müßte die Ontogenese des Wirbeltierauges mit einem in der offenen Medullarplatte sich bildenden primären Auge beginnen, welches nach Schluß des Medullarrohres seine cuticulare Linse und primäre Pigmentmasse einbüßt, von der Medullarwand sich abschnürt und, der Epidermis angelagert, durch Inversion des lichtrecipierenden Augengrundes sich in den Augenbecher umgestaltet.

Von diesem Postulate ist allerdings ein Teil verwirklicht, aber freilich nur ein sehr kleiner: die Retina der Wirbeltiere beginnt ihre Entwickelung in der That als Augengrube auf der freien Körperoberfläche genau so, wie auch ein primäres Auge, ein Wirbellosenauge, hier beginnen müßte. Was sich aber dann als Auge abschnürt, ist kein primäres Auge, sondern weniger und mehr, nämlich, wie oben bereits betont wurde, ein integrierender Teil des nervösen Centralorgans.

Sehorgane des Amphioxus.

Obgleich Amphioxus eigentliche Augen, d. h. Bildaugen, Idirorgane (Beer), nicht besitzt, sondern nur Sehorgane ohne Bildreception (Hesse), Photirorgane (Beer), so dürfte es doch angezeigt sein, derselben hier Erwähnung zu thun, weil die von Boveri (1904, p. 409) kürzlich aufgestellte Hypothese über die Phylogenie des Wirbeltierauges von ihnen ihren Ausgang nimmt.

R. Hesse (1898, p. 361) hatte den Nachweis erbracht, daß die in der ventralen Wand des Neuralrohres von Amphioxus gelegenen Pigmentflecke Organe der Lichtreception sind, bestehend je aus 2 Zellen, einer becherförmigen Pigmentzelle und einer in deren Vertiefung eingelagerten Sehzelle mit Nervenfortsatz. Diese letzteren Zellen nun hält Boveri für homolog den Stäbchen- und Zapfenzellen im Craniotenauge, und schildert den Weg, wie phylogenetisch aus einer Gruppe solcher Sehzellen des Amphioxus die Retina entstanden sein könnte, an einer Reihe schematischer Figuren, die den in der Ontogenese des Craniotenauges einander folgenden Zuständen der Anlage ungefähr entsprechen.

Man hätte sich hiernach vorzustellen, daß zunächst einer der die Sehzellen enthaltenden segmentalen Bezirke des Amphioxusrückenmarkes durch Ausstülpung sich der Körperoberfläche näherte: Bildung der Augenblase; daß die beiden Wände dieser Augenblase sich differenzierten, in der distalen die Pigmentzellen schwanden, in der proximalen umgekehrt die Sehzellen: Sonderung von Retinal- und Pigmentblatt der Augenblase; daß weiterhin, zunächst zum Schutz, das Retinalblatt sich grubenförmig einsenkte, dabei die anliegende Epidermis mit in die Tiefe ziehend: Bildung des Augenbechers zugleich mit der Linsengrube, — eine Etappe, die im Grubenauge des Nautilus ein

Analogon besäße; und daß dann schließlich dieses Grubenauge sich geschlossen habe zum Blasenauge, in welchem das abgeschnürte Linsenbläschen sich zur Linse weiterbildete, und der Abstand zwischen Linse und Retina sich herstellte durch die auf einer partiellen Verödung der Retina beruhende Bildung des Glaskörpers.

Diese Boveri'sche Hypothese ist höchst anregend und wird vielleicht bei der weiteren Erforschung des Problems ihre Rolle spielen. Für jetzt drängen sich einige Bedenken dagegen auf, die hier nur kurz berührt werden sollen.

Zunächst ist für eine Homologisierung der beiderlei Sehzellen der Umstand störend, daß diejenigen von Amphioxus, besonders die bilateralen Gruppen, nicht epithelial, sondern von der Ventrikelfläche abgerückt, in scheinbar regelloser Orientierung in der Tiefe liegen. Anzunehmen, daß diese Ganglienzellen sich von neuem zu einem so typischen Oberflächenepithel zusammengeschlossen hätten, wie es das Retinalepithel in allen seinen Entwickelungsphasen ist, das macht doch Schwierigkeiten.

Wollte man sich aber auch mit der weiteren Annahme helfen, daß der in Amphioxus vorliegende Zustand ein rückgebildeter wäre, und wollte als gemeinsamen Ausgangszustand ein ventrikulares Sehepithel voraussetzen, so würde sich weiterhin die Frage erheben: wie kommen diese Augenanlagen bei den Cranioten in das Gebiet des Vorderhirns, während sie bei Amphioxus gerade den Bereich der 2 bis 3 vordersten Ursegmente frei lassen, dagegen kaudalwärts nahezu über die ganze Länge des Neuralrohres verbreitet sind? Boveri erwähnt, daß hierin „die Möglichkeit zur Entstehung von Augenblasen überall gegeben“ sei, und berührt, wenn auch skeptisch, die Locy'sche Hypothese der accessorischen Augenblasen (siehe unten p. 153).

Ich meine, der Anfang des Craniotenauges, wie er im nächsten Abschnitt dieses Kapitels geschildert wird, als dorsalwärts offene Sehgrube in der flach ausgebreiteten Vorderhirnplatte, deutet doch mit Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß bei Vorfahren des Wirbeltierstammes schon an der gleichen Stelle primäre Grubenaugen vorhanden waren, durch deren Umgestaltung die Augenblasen und weiterhin die invertierten Augenbecher entstanden sind. Wenn man aber diese so frühzeitige Lokalisierung des Sehorgans als gegeben annimmt, so wird man sich einen genetischen Zusammenhang dieser Vorderhirngrübchen mit den Rückenmarksaugen des Amphioxus nur schwer vorstellen können.

H. Joseph (1904, p. 23) steht der Boveri'schen Hypothese völlig ablehnend gegenüber. Seine Mitteilung bringt den Nachweis, daß die bekannten, aber bisher schwer verständlichen „dorsalen Zellen“ des Neuralrohres von Amphioxus, welche von Kupffer (1893, p. 75) als „dorsale Ganglienplatte“ bezeichnet worden waren, in ihrer feineren Struktur mit den Hesse'schen Sehzellen durchaus übereinstimmen, so daß man sie mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit für Sehzellen ohne Pigmentbecher wird halten dürfen. Dieselben sind in ihrer Lage auf den Bereich der 2—3 vordersten Ursegmente, also gerade auf das Gebiet beschränkt, in dem die Hesse'schen Sehorgane fehlen.

Gegen Boveri's Hypothese hebt Joseph vor allem den Umstand hervor, daß der bekannte Pigmentfleck am vordersten Ende des Neuralrohres von Amphioxus „seiner Lage nach mit viel größerem Rechte als ein Homologon des paarigen Wirbeltierauges angesehen“ werden

dürfe, und führt als Vertreter dieser Auffassung die gewichtigen Namen WILHELM MÜLLER, HAECKEL und HATSCHEK an.

Das Wirbeltierauge.

I. Die Sehgrube (Foveola optica).

Im Hinblick auf die Vergleichung des Wirbeltierauges mit den Augen der Wirbellosen ist von besonderem Interesse die Thatsache, daß die Augenblase, d. h. die Anlage des Licht recipierenden Teiles im Auge, bei einer Anzahl darauf untersuchter Formen sich zu bilden beginnt an der freien Oberfläche des embryonalen Leibes, nämlich in der offenen Medullarplatte, als grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, welche, nach Analogie der Riech- und Gehörgrube, als Sehgrube oder Augengrube zu bezeichnen sein würde.

Diese Thatsache ist an sich nicht neu, nur ist sie früher nicht beachtet worden. Denn schon bei BISCHOFF (A. L. I, 1842, Taf. XIII. 1845, Taf. VII) sind Embryonen von Kaninchen und Hund in Stadien von 6—12 Urwirbeln abgebildet, deren noch offene Medullarplatten im Vordergehirngebiet die durch die beginnende Augenblasenbildung bedingte Verbreiterung erkennen lassen. Die nebenstehend in Fig. 153 wiedergegebene Abbildung von DURSY (1869, Taf. II, Fig. 13) läßt in dem offenen Vorderhirnrohr des Hühnchens vom Anfang des 2. Brüttages ebenfalls die Sehgruben deutlich erkennen, es findet sich aber weder in der Tafelerklärung noch im Text eine darauf bezügliche Bemerkung. KESSLER (1877, p. 1) bemerkt nur, daß das Medullarrohr schon vor dem vollständigen Schluß seines Kopfteiles eine Auftreibung seines Vorderendes zeige, welche ganz allmählich und unmerklich ihre Form dahin ändere, daß um die 30. bis 33. Brütstunde in ihr v. BAER's „erste Anfänge der Augen" erkannt werden können. BALFOUR (A. L. II, 1881, p. 430) begnügt sich ebenfalls mit der kurzen Notiz: „Die Bil-



Fig. 153. Dorsalansicht eines Hühnerembryo vom Anfange des 2. Tages bei auffallendem Licht. Nach E. DURSY (1869).

dung des Auges beginnt mit dem Auftreten eines Paares hohler Auswüchse aus der vorderen Hirnblase, welche in vielen Fällen sogar noch vor dem Verschluß des Nervenrohres zum Vorschein kommen." KÖLLIKER (A. L. II, 1879, p. 623) beginnt seine Darstellung der Entwickelung des Auges auch wieder mit der Beschreibung der primären Augenblasen als „seitliche Ausstülpungen des primitiven Vorderhirns", er weist aber darauf hin, daß „bei den Säugern die primitive Augenblase zu einer Zeit sich anlegt, in der das Vorderhirn an der dorsalen Seite noch ganz offen ist"; bei den Vögeln sei zwar in diesem Stadium das Gehirn längst geschlossen (Ende des 2. Tages), der hierin hervortretende Unterschied

beruhe aber nur in dem bei Vögeln rascher ablaufenden Medullarschluß; beim Zurückgehen auf das Ende des ersten oder Anfang des zweiten Tages könne man „die seitlichen Ausbuchtungen des ganz offenen Vorderhirns schon als erste Spuren der Augenblasen“ ansprechen. Unter den neueren Lehrbüchern (Hertwig, Bonnet, Marshall, Minot, Schenk, O. Schultze, Kollmann, Nussbaum) gehen nur Minot (A. L. II, 1894, p. 221 u. 609) und Nussbaum (1900, p. 6) auf die Frage ein, indem sie an der Hand der von W. Heape (A. L. III[10], 1887) gegebenen Abbildungen der offenen Gehirnplatte von Maulwurfsembryonen darlegen, wie die Augenblasen, da sie zunächst im lateralen Gebiet dieser Platte entstehen, beim Schluß des Rohres dorsal zu liegen kommen.

Nächst Heape haben in neuerer Zeit mehrere Forscher den Sehgruben der offenen Medullarplatte eingehendere Aufmerksamkeit zugewendet, so Keibel (1889. A. L. II, 1897) für Säuger, Eycleshymer (1893. 1895) für Amphibien, Locy (1894. 1895) für Selachier.

Selachier.

Wie bei den Säugern, so bleibt auch bei Selachiern das Vorderhirngebiet der Medullarplatte verhältnismäßig lange offen ausgebreitet; hier sind die Sehgruben zuerst von Locy beobachtet worden. Fig. 154 zeigt die Dorsalansicht eines Acanthiasembryo (Balfour-Stad. D) mit breiter Gehirnplatte, und im vordersten Abschnitt der letzteren jederseits die Sehgrube als rundliche Vertiefung, getrennt durch einen medianen Längsstreifen, den Boden der primitiven Medullarfurche. Fig. 155, von einem ungefähr gleichaltrigen Torpedoembryo, erläutert die Strukturverhältnisse an der betreffenden Stelle; der Embryo ent-

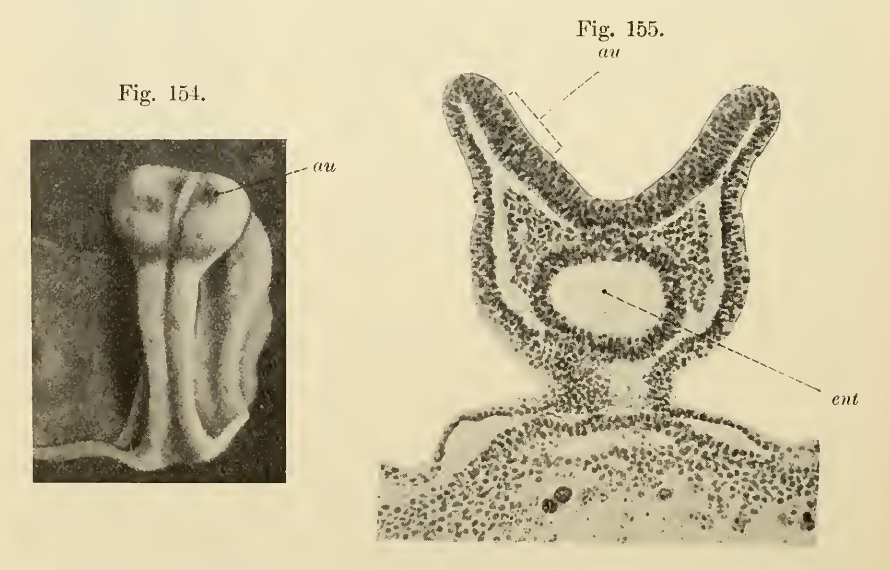


Fig. 154. Dorsalansicht eines Embryo von Acanthias vulgaris, 2,1 mm Körperlänge, Stadium D. Vergr. 20:1. Nach W. Locy (1895). *au* Sehgrube.

Fig. 155. Schnitt durch das ventralwärts umgebogene Kopfende eines Embryo von Torpedo ocellata, 2,1 mm Körperlänge, Stadium D. Vergr. 100:1. Präp. von A. Froriep. *au* Sehgrube. *ent* Vorderdarm.

sprach genau dem in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 21 von Keibel gegebenen Bilde Fig. 6c; es ist ein Schnitt, der parallel zur Ebene der Keimscheibe verlaufend, den ventralwärts umgebogenen vordersten Teil der Gehirnplatte quer durchsetzt (Kopfmesoblast, Vorderdarm und Dotter sind schräg getroffen). Obschon hier noch wenig vertieft, ist die Sehgrube doch, besonders in der linken Hälfte des Bildes, deutlich erkennbar: sie liegt an der Stelle, wo die Gehirnplatte das Kopfmesoblast lateral- und dorsalwärts überragt, und tritt über dessen Rand hinweg mit der Epidermis in Berührung. An der Gehirnplatte sind in querer Richtung 4 Zonen zu unterscheiden, nämlich ein medianer Streifen, der Boden, der dem Chordaentoblast aufliegt, dann die ventrale Längszone (Grundplatte, His), die dem Kopfmesoblast anliegt, dann die dorsale Längszone (Flügelplatte, His), die an dieser Stelle eben die Sehgrube darstellt, und endlich ein Randstreifen, der, jetzt noch unbedeutend, demnächst stark wächst zur Verbreiterung der dorsalen Längszone oberhalb der Sehgrube, sowie zur Bildung der Decke und eventuell der Ganglienleiste. Die Abgrenzung der Sehgrube wird am Präparat erleichtert durch die (bei stärkerer Vergrößerung deutlicher als in der Fig. 155 erkennbare) Anordnung der oberflächlichen Zellen, welche in der Mitte der Sehgrube in ihrer gestreckten Form mit tiefstehendem Kern eine gewisse Differenzierung zeigen [1]).

Das Wachstum der Sehgruben geht rasch vorwärts, Hand in Hand mit der mächtigen Entfaltung des Vorderhirns überhaupt. Sobald sich die beiden Hälften der Gehirnplatte erheben und mit ihren lateralen Rändern dem Schluß zustreben, vertiefen sich die Sehgruben beträchtlich und bedingen an der frei werdenden Außenfläche des Vorderkopfes kugelige Vorwölbungen.

In Fig. 156, nach Neal (1898, Taf. II), ist dieses Uebergangsstadium von D zu E sehr anschaulich wiedergegeben. Man blickt von rechts und oben auf die Gehirnplatte, deren Wände sich zum Schluß erhoben haben, während ihr Randstreifen noch lateralwärts umgelegt erscheint. Infolge der schrägen Ansicht hat man in die Sehgrube der linken Kopfhälfte noch den freien Einblick von der Dorsalseite her, die Sehgrube der rechten Hälfte dagegen ist nicht als solche sichtbar, sondern erscheint, entsprechend der Vorwölbung, die sie an der Außenfläche bedingt, hier in Gestalt einer sog. „primären Augenblase“.

Um weniges älter (in der in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 21 von Keibel abgebildeten Reihe zwischen c und d zu denken) ist der Torpedoembryo, von dem in Fig. 157 ein Durchschnitt des Vorderkopfes gegeben ist. Das Medullarrohr dieses Embryo ist im

1) Die in Fig. 154 wiedergegebene Abbildung läßt auf der linken Hälfte der Gehirnplatte kaudalwärts von der Sehgrube eine zweite, der Sehgrube ähnliche rundliche Einsenkung erkennen, welche Locy (1895, p. 556) als accessorische Sehgrube auffaßt. Bei sich anschließenden Stadien hat dieser Forscher dann eine ganze Reihe solcher, in derselben Längslinie und in ungefähr gleichen Abständen kaudalwärts sich folgender Einsenkungen beobachtet, die er als die Spuren im Laufe der Phylogenese verloren gegangener, multipler, segmentaler Augen deutet, welche, wie jetzt noch z. B. bei Hirudineen (C. O. Whitman, 1884), so dereinst bei annelidenartigen Vorfahren des Wirbeltierstammes existiert hätten und bei Squalidenembryonen noch transitorisch auftreten, um alsbald, wenn die Medullarplatte ihrem Schluß entgegengeht, zu verschwinden und anderen Differenzierungen der Medullarwand Platz zu machen. Da diese Frage in das Kapitel von der Formentwickelung der nervösen Centralorgane fällt, kann sie an dieser Stelle hier nicht weiter erörtert werden.

Bereich des Hinterhirns auf einer Strecke von 0,6 mm geschlossen und von der Epidermis getrennt. Der abgebildete Schnitt liegt vor dieser Gegend und trifft, entsprechend der Kopfkrümmung, den Medullar-

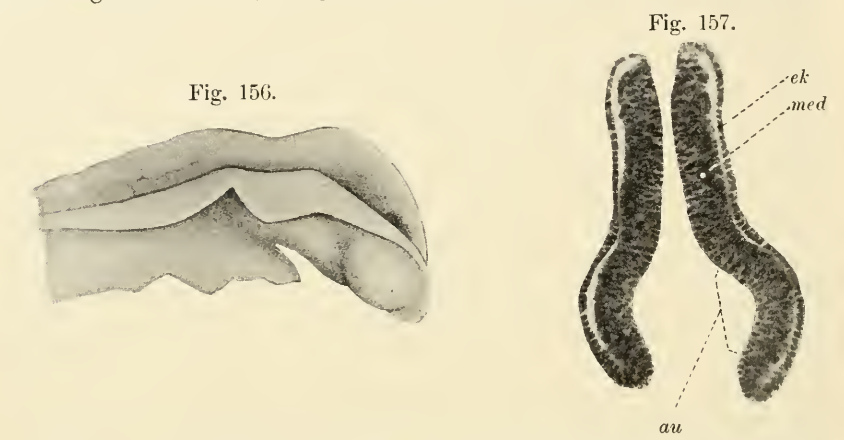


Fig. 156. Dorsolaterale Schrägansicht des Kopfteiles eines Embryo von Acanthias vulgaris von 10—11 Urwirbeln, Uebergangsstadium von D zu E. Nach Neal (1898). Vergr. ca. 32:1.

Fig. 157. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata-Stadium E, 2,4 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube. *ek* Ektoderm. *med* Medullarplatte.

spalt zweimal, dorsal nahe vor dem bereits geschlossenen Abschnitt, ventral in dem Gebiete, das als vorderer Neuroporus noch lange offen bleibt. Infolge der Kopfkrümmung liegt der Schnitt im Bereich der Sehgrube nicht quer zur Achse der Medullarplatte wie der Schnitt der Fig. 155, sondern der Achse parallel, so daß wir in Fig. 157 die ganze Ausdehnung der Sehgrube in dieser Richtung vor uns haben; rostralwärts reicht sie bis hart an die laterale Lippe des Neuroporus.

Das Oberflächenepithel der Grube ist jetzt deutlicher als bei Fig. 155 differenziert durch Verlängerung der Zellen und Tieferrücken der Kerne; auch finden sich im Gebiet der Grube zahlreichere Mitosen als in der Umgebung. Die Dicke der Medullarwand ist hier und dort nicht merklich verschieden.

Im Bereich der Sehgrube findet sich im allgemeinen kein Mittelblattgewebe zwischen Medullarwand und Epidermis; nur ein ventral-kaudaler Sektor des Grubenrandes ruht auf dem Mesoblast der Prämandibular- und Mandibularregion. Da nun das, was im Verhältnis zur freien Fläche der Medullarplatte als Rand der Sehgrube erscheint, im Verhältnis zur Außenfläche der Medullarwand als Abschnürungsrand der Augenblase sich darstellt, so ist auch für letztere in jener Beziehung zum Kopfmesoblast bereits ein Anhaltspunkt der Beurteilung gegeben, auf den wir weiter unten zurückkommen werden.

Amphibien.

Eine besondere Stellung nehmen die von Eycleshеymer mitgeteilten Befunde an Amphibienembryonen ein durch den Nachweis der Pigmentierung im Epithel der Sehgrube. Denn die Sehgruben der Selachier und der Säuger, wenn sie auch gleich primitiven Augen-

gruben des Ektoderms an der freien Oberfläche des Embryo liegen, lassen doch keinerlei für Sehorgane specifische Differenzierung erkennen und könnten bei strenger Skepsis auch lediglich als die ersten Veränderungen der Gehirnwand bei der Bildung der definitiven Vertebratenaugen aufgefaßt werden.

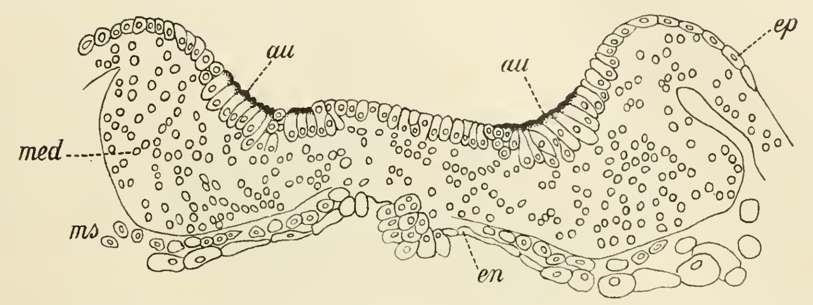


Fig. 158. Querschnitt durch den vordersten Teil der Medullarplatte eines Embryo von Rana palustris. Nach EYCLESHEYMER (1895). Vergr. 180:1. *au* Sehgrube. *en* Entoderm. *ep* Epidermis. *med* Medullarplatte. *ms* Mesoderm.

Anders verhält es sich hier. Fig. 158 giebt einen Querschnitt durch die Sehgruben oder „Sehfelder" (EYCLESHEYMER) der offenen Gehirnplatte von Rana palustris. Die Differenzierung des Oberflächenepithels der Sehgrube zeigt, wenn man nur die Form der Zellen ins Auge faßt, eine gewisse Uebereinstimmung mit den oben beschriebenen Befunden bei Torpedoembryonen, nur daß der Unterschied der großen cylindrischen oder birnförmigen Zellen von den Zellen der Umgebung augenfälliger ist. Ganz eigenartig aber verhält sich dieses Epithel dadurch, daß in den an der Oberfläche freiliegenden Zellenenden feinkörniges Pigment angehäuft ist, so reichlich, daß, nach der Angabe des Autors, diese „Sehfelder" schon bei der Betrachtung des unzerlegten Eies erkennbar sind als Pigmentflecken der Medullarplatte zu beiden Seiten der Mittellinie hart innerhalb des den Kopfteil dieser Platte umfassenden Medullarwulstes.

In späteren Stadien, mit dem Schluß des Gehirnrohres, rücken diese bilateralen Sehgruben nahe an die Medianebene heran, das Pigment zieht sich von der Oberfläche zurück, wandert zwischen den Zellen in die Tiefe und schwindet allmählich, und von dieser jetzt pigmentfrei gewordenen Bucht des engen Hirnrohres aus erfolgt nun erst die eigentliche Einsenkung der inneren und entsprechende Hervortreibung der äußeren Oberfläche der Gehirnwand zur Bildung der Augenblase.

Diese pigmentierten Sehgruben der Amphibienembryonen (außer bei Rana palustris hat EYCLESHEYMER sie auch bei Amblystoma nachgewiesen) dürfen wohl mit Recht gelten als das Rudiment primitiver Sehorgane nach dem Typus der Augen der Wirbellosen, für welche das in den lichtrecipierenden freien Enden der Retinazellen angehäufte Pigment eine charakteristische Eigentümlichkeit darstellt (vergl. oben Fig. 147 V. 152).

Säugetiere.

Wie oben erwähnt, war für Säugerembryonen das Auftreten der Sehgruben in der offenen Medullarplatte schon in der älteren Litteratur bekannt, ohne daß auf eine theoretische Verwertung dieser Tatsache

eingegangen worden wäre. Auch die neueren Forscher Heape (A. L. III[10], 1887, p. 131) und Keibel (1889, p. 372; 1895, p. 89; A. L. II, 1897, p. 20, 76), welche die Erscheinung, ersterer für Talpa, letzterer für Cavia und Sus, etwas eingehender verfolgt haben, schildern dieselbe einfach als den Beginn der Abschnürung der Augenblasen, in welche man, infolge des langen Offenbleibens der Gehirnplatte, von der Ventrikelseite direkt hineinsehen könne.

Wenn man aber das in Fig. 159 abgebildete Modell von Keibel betrachtet, so kann man sich des Gedankens kaum erwehren, daß das lange Offenbleiben der Gehirnplatte mit dem Vorhandensein der Sehgruben in ursächlichem Zusammenhang stehe als Reminiscenz phylogenetisch längst entschwundener Vorfahrengestaltung. Denn wenn diese Sehgruben dereinst primäre Augen gewesen sind, so konnten sie nicht zweckmäßiger sitzen als auf diesem hohlspiegelartig dem Licht entgegengestellten Hirnteller, symmetrisch zur Mittellinie und konvergent!

Der in dem Modell dargestellte Embryo ist in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 122, Fig. 53c vom Rücken her, in Fig. c_1 in Scheitelansicht abgebildet; die letztere Ansicht zeigt die symmetrische Stellung der Sehgruben. Der Entwickelungszustand des Embryo entspricht ungefähr dem Stadium E der Selachier (s. Fig. 157). Der Embryo hat 9—10 Urwirbel, der Schluß des Medullarrohres ist nur auf der Strecke vom Isthmus des Gehirns bis zur Höhe des 8. Urwirbels (mit einer Unterbrechung in Höhe des 2. Urwirbels) vollzogen, sonst ist dasselbe noch offen, die Gehörgruben sind eben kenntlich, die erste Visceraltasche ist angelegt, das Herz ein gestreckter blutleerer Schlauch, die ersten Blutanlagen zeigen sich auf dem Dottersack, das Ammion ist geschlossen, die entodermale Anlage der Allantois vorhanden.

Fig. 159 zeigt das Kopfende dieses Embryo in der Schrägansicht von vorn und links, man blickt daher in die rechtsseitige Sehgrube senkrecht hinein, die linksseitige erscheint in der Verkürzung. Da die Scheitelbildung schon ausgebildet ist, so ist die Achse der Vorderhirnplatte mit ihrem rostralen Ende ventral-



Fig 159. Rostrolaterale Ansicht des Kopfendes eines Schweinsembryo (Sus scrofa), 4,7 mm Körperlänge, 10 Urwirbel, 16 Tage. Modell von Keibel (1897). Vergr. ca. 25:1.

kaudalwärts gebogen, das rostrale Ende des Hirnbodens springt in dieser Richtung schnabelförmig vor. Die primitive Medianfurche verläuft im Bilde von oben nach unten, oben tritt sie aus dem bereits geschlossenen 4. Ventrikel hervor, in dessen Höhle man durch die Oeffnung am Isthmus (gleichsam einen provisorischen Neuroporus) im Bilde hineinblickt.

Fig. 160 (von einem ungefähr entsprechenden Meerschweinchenembryo) erläutert die Strukturverhältnisse im Gebiet der Sehgruben. Es ist ein auf der Vorderhirnplatte senkrechter Transversalschnitt, der, wenn wir ihn in das Bild der Fig. 159 übertragen, hier horizontal von links nach rechts verläuft, linkerseits den kaudalen (im Bilde oberen) Rand der Sehgrube streift, rechts dagegen voll durch dieselbe durchgeht. In der Mitte des Schnittbildes findet sich der Querschnitt

des Vorderdarmes mit ungesondertem Chordaentoblast, ventral anliegend das Ektoderm der Mundbucht, dorsal aufgelagert der mediane Streifen, der zum Boden des Gehirnrohres wird. An der Gehirnplatte sind, ebenso wie in dem Selachierembryo der Fig. 155, jedoch deutlicher abgesetzt, in querer Richtung 4 Zonen zu unterscheiden, nämlich, außer dem eben genannten Boden, die bereits dorsalwärts auf-

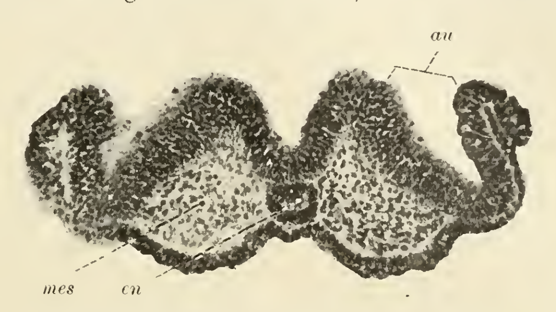


Fig. 160. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Cavia cobaya, 3,0 mm Körperlänge. Präp. von A. FRORIEP. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube. *en* Vorderdarm. *mes* Mesoderm.

gerichtete ventrale Längszone, dann die dorsale Längszone, welche noch horizontal steht und an dieser Stelle die beträchtlich vertiefte Sehgrube darstellt, und endlich ein Randstreifen, der später mächtig wächst, um die hohe Wölbung der Seitenwand und Decke des Vorderhirns zu stande zu bringen.

Die Sehgruben zeigen relativ beträchtliche Dimensionen. Sie sind handschuhfingerförmig verjüngte Blindsäcke, deren Lichtung 0,16 mm tief ist und, am Zugang am weitesten, hier sowohl im transversalen, wie im rostrokaudalen Durchmesser 0,07—0,08 mm mißt. Der Fundus der Grube, der ventral-lateralwärts sich konvex vorwölbt und dementsprechend an der Seitenfläche des Vorderkopfes bereits eine kleine, rundliche Vorwölbung bedingt, steht in unmittelbarer Berührung mit der Basalfläche der Epidermis, hier findet sich (was auch KEIBEL für den Schweinsembryo der Fig. 159 angiebt) kein Mesoderm zwischen den beiden ektodermalen Blättern. Dagegen liegt die mediale oder (im Hinblick auf die lateral-dorsalwärts strebende Krümmung des Sehgrubenschlauches) ventrale Wand der Grube dem Kopfmesoderm auf. Da nun das Kopfmesoderm rostralwärts sich rasch verjüngt und bald aufhört, so ist rostral im ganzen Umfang der Sehgrube kein Mesoderm vorhanden, und die Berührung der Sehgrube mit solchem beschränkt sich demnach, genau so wie es oben für Selachierembryonen beschrieben wurde, auf einen ventral-kaudalen Sektor der konisch verjüngten Grubenwandung.

II. Die Augenblase (Vesicula optica) mit der Augenblasenhöhle (Ventriculus opticus) und dem Augenblasenstiel (Pediculus vesiculae opticae).

„Primäre Augenblase“ der Autoren.

Sobald die beiden Hälften der Medullarplatte des Vorderhirngebietes als Seitenwände des Medullarrohres dorsal vereinigt und infolgedessen die Sehgruben von der dorsalen (ventrikularen) Seite nicht

mehr zugänglich sind, werden die an der Außenfläche der Vorderhirnwand durch sie bedingten halbkugeligen Vorwölbungen um so deutlicher und erhalten nun den Namen der Augenblasen oder nach den Autoren der sog. „primären Augenblasen“.

Diese letztere Bezeichnung ist keine glückliche zu nennen, weil wir bei unserer heutigen Anschauungweise gewohnt sind, beim Gebrauch der Worte primär und sekundär die Annahme vorauszusetzen, daß durch so bezeichnete Entwickelungszustände entsprechende Perioden der Phylogenese des Organs wiederholt werden. Wenn aber irgend ein ontogenetisches Stadium des Wirbeltierauges das primäre Auge der wirbellosen Vorfahren repräsentiert, so sind es die Sehgruben, deren Oeffnungen für die aufzunehmenden Lichtstrahlen an der freien Dorsalfläche des Embryo liegen. Diese würden mit vollem Recht als primäre Augengruben bezeichnet werden dürfen, aber nur unter Bezugnahme auf die ventrikulare Oberfläche, die primäre Lichtreceptionsfläche; wenn sie sich von dieser abschnüren zu birnförmigen, gestielten Blasen, so liegt hierin kein primärer Zustand mehr vor, sondern die erste Phase in der Bildung des sekundären, invertierten Auges.

Für Remak (A. L. I, 1850—1855), auf den die Bezeichnungen zurückzuführen sind [1]), hatten sie den phylogenetischen Sinn nicht. Er wollte durch dieselben nur der überraschenden Thatsache prägnanten Ausdruck geben [2]), daß die Augenblase nicht, wie ihr Entdecker K. E. v. Baer (A. L. I, 1828) es angenommen hatte, einfach zum Augapfel wird, daß sie vielmehr durch Einstülpung ihren Charakter als Blase („primitive Blase“) ganz einbüßt, und daß die bekannte Blasennatur des Augapfels erst auf einem Umweg durch die Vereinigung eines aus der Augenblase entstandenen Gebildes mit der Linsenblase von neuem hergestellt wird („sekundäre Blase“).

Das, was Remak die sekundäre Augenblase nennt, ist also in Wirklichkeit nicht mehr die Augenblase, ja es ist überhaupt keine Blase, sondern ein Zwischenraum zwischen zwei Blasen [3]). Der Ausdruck faßt einen Komplex genetisch verschiedener Dinge in eins zusammen; dieses sind: 1) der aus der Augenblase entstandene doppelwandige Augenbecher; 2) die von der Epidermis abgeschnürte Linse; 3) der zwischen beiden eingeschlossene Raum, den früher oder später der Glaskörper ausfüllt.

---

1) Remak schreibt jedoch nicht primär, sondern „primitiv“, was nicht völlig gleichbedeutend ist, da es nicht, wie primär, ein sekundär und tertiär postuliert, sondern nur den ursprünglichen Zustand bezeichnet. Kölliker (A. L. II, 1861) hat es beibehalten; soviel ich sehe, braucht als erster His (A. L. III [9], 1868) den Ausdruck „primäre Augenblase“, der dann bei den Späteren sich als Terminus eingebürgert.

2) E. Huschke hatte in seiner als 5. Band des Sömmerring’schen Handbuches erschienenen „Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen“, 1844, p. 732 die Thatsache kurz mitgeteilt, „daß die spätere Netzhaut durch Einstülpung einer früheren Nervenhautblase entsteht, deren Höhle mit dem Seitenventrikel kommuniziert, später aber durch vollkommenes Aneinanderlegen der dadurch hervorgegangenen äußeren (hinteren) und inneren (vorderen) Platte samt der Kommunikationsröhre des hohlen Sehnerven verschwindet“. Remak schreibt über jenen merkwürdigen Vorgang in der ersten, 1850 ausgegebenen Lieferung seines Hauptwerkes (1855) p. 34, „ . . . . . daß die vordere Wand der Augenblase sich an die hintere Wand dicht angelegt, und daß die Augenblase sich in einen doppelwandigen Napf umgewandelt hat, welcher die Linse aufnimmt. Dieser doppelwandige Napf gestaltet sich alsbald wieder zu einer offenen Blase, indem er sich bei seiner Erweiterung von der Linse entfernt.“

3) Vergl. die Anmerkung unten p. 185.

Bei dieser Sachlage können die in Rede stehenden Bezeichnungen nur verwirrend wirken. Ich halte ihre Beseitigung für eine in didaktischem Interesse unabweisliche Forderung und werde deshalb nicht mehr von primärer und sekundärer, sondern nur von einer Augenblase sprechen, da es nur eine giebt.

Sauropsiden.

Da die Vorgänge der Bildung und Umgestaltung der Augenblase ganz vorwiegend an Vogelembryonen (Gallus, Anas) studiert worden sind. erscheint es zweckmäßig, diese Klasse auch hier voranzustellen.

Bei Hühnerembryonen werden die Augenblasen deutlich in der ersten Hälfte des 2. Brüttages, d. h. in derjenigen Entwickelungsperiode, in welcher die Medullarwülste der Kopfregion sich zum Schluß aneinander legen, um früher oder später zu verwachsen. Es ist das 5. Stadium von His (A. L. III[9], 1868) und entspricht bei Duval (1889) den Figg. 77—90. Nach Keibel und Abraham (A. L. II, 1900) treten die Augenblasen in der Regel gleichzeitig mit der Abgliederung des 6. Urwirbels auf, das ist: bei Embryonen von reichlich 3 mm Körperlänge, deren Medullarrohr auf einer Strecke von ungefähr 0,5 mm im Schluß begriffen ist (der in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98, Fig. 37c abgebildete Embryo ist nur wenig älter).

Fig. 161 zeigt den Querschnitt durch den von der Keimscheibe frei abgehobenen Teil des Kopfes eines Hühnchens aus dem Anfang des 2. Brüttages (vgl. Duval, 1889, Fig. 227, 253). Der Schnitt ist für uns dadurch besonders lehrreich, daß der in ihm vorliegende Entwickelungszustand unmittelbar anknüpft an die oben besprochenen Befunde der Sehgruben bei Selachiern und Säugern.

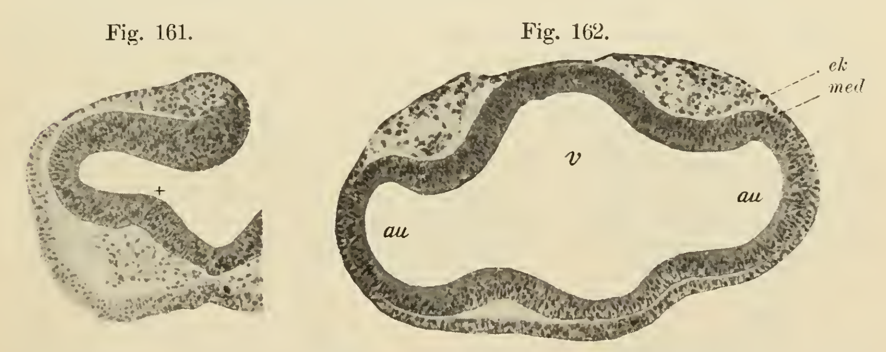


Fig. 161. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo (Gallus dom.) aus der ersten Hälfte des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1.

Fig. 162. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus der Mitte des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *ek* Epidermis. *med* Wandung des Gehirnrohres. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Das Medullarrohr ist an der durch den Schnitt getroffenen Stelle zwar noch offen, aber seine Ränder haben sich erhoben und einander fast bis zur Berührung genähert. Dies bedingt den bedeutsamen Unterschied im Vergleich z. B. mit dem in Fig. 160 gegebenen Befund eines Säugerembryo, dessen Gehirnplatte im Gegenteil noch offen ausgebreitet daliegt. Eine andere, jedoch lediglich durch die Lage

des Schnittes bedingte Abweichung besteht darin, daß der in Fig. 161 vorliegende Schnitt vom Hühnchen vor das rostrale Ende des Kopfdarmes gefallen, von letzterem daher (im Gegensatz zu Fig. 160) nichts zu sehen ist, der Boden des Vorderhirns vielmehr in unmittelbarer Berührung steht mit dem Ektoderm der Mundbuchtfläche des Vorderkopfes.

Die Längszonen der Medullarplatte sind nun hier in Fig. 161 nicht minder deutlich zu unterscheiden wie oben in Fig. 160. Die ventralen Zonen (Grundplatten, His) sind in beiden Präparaten übereinstimmend schräg aufwärts gerichtet, die dorsalen Zonen (Flügelplatten, His) dagegen, d. h. in dieser Region die Sehgruben, zeigen hier und dort eine ganz verschiedene Stellung: sie sind bei dem in Fig. 161 wiedergegebenen Objekt gewissermaßen nach der Medianebene zusammengeklappt wie die Bügel einer Raubtierfalle, ihre Konkavität, die bei dem früheren Stadium (Fig. 160) fast rein dorsalwärts schaut, dem einfallenden Lichte geöffnet, ist nunmehr (Fig. 161) medialwärts gewendet und durch das Aneinanderlegen der Medullarränder von der Außenwelt gänzlich abgeschlossen.

Dies ist der fundamentale Vorgang, durch den die Sehgruben nun zu Augenblasen geworden sind. Indem die dorsale Naht sich schließt und das Medullarrohr sich von der Epidermis trennt, wird die Konkavität der Sehgrube zu einem Sehventrikel, dem Ventriculus opticus, einem integrierenden Teil des Cavum encephali; und dieser Blasenhöhle im Innern entspricht nun die Blasenwölbung an der Außenfläche, die gerade bei Vogelembryonen durch rasches Wachstum alsbald eine relativ mächtige Prominenz des Vorderkopfes bedingt.

In der That stellen die Augenblasen während der zweiten Hälfte des 2. Brüttages einen sehr beträchtlichen Teil des Gehirns dar.

Fig. 162 zeigt den Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnchens aus der Mitte des 2. Tages; ein ähnliches Bild giebt Duval (1889), Fig. 272. Das Medullarrohr war im Kopfbezirk geschlossen bis auf den noch nachweisbaren vorderen Neuroporus. Die Ausweitung der Augenblasen tritt demnach sofort nach Schluß des Hirnrohres ein, denn in dem vorliegenden soeben geschlossenen Gehirn ist sie bereits recht bedeutend. Das Präparat zeigt einen einheitlichen Ventrikelraum, welcher nur durch sanfte Einziehungen jederseits seine Gliederung erkennen läßt in einen größeren mittleren (den

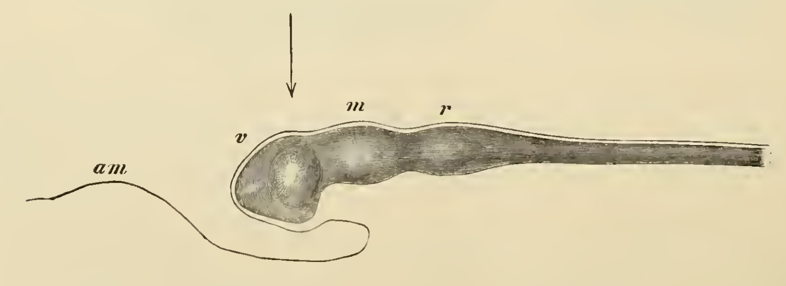


Fig. 163. Linksseitige Profilansicht des Gehirns von einem Hühnerembryo aus der Mitte des 2. Brüttages. Vergr. 36 : 1. *am* Andeutung der Kopffalte des Amnion. *m* Mittelhirn. *r* Rautenhirn. *v* Vorderhirn. Der Pfeil bezeichnet die Lage des in Fig. 162 abgebildeten Schnittes.

späteren 3. Ventrikel) und zwei kleine seitliche Räume (die Sehventrikel). Schon auf diesem frühen Stadium macht sich bemerkbar, daß diese die Augenblasen abgrenzende Einziehung der Gehirnwand auf der dorsalen Seite tiefer und breiter ist als auf der ventralen. Das ist um so auffallender, als es kurze Zeit vorher, in dem in Fig. 161 abgebildeten Embryo gerade umgekehrt war; vor dem Schluß des Vorderhirnrohres war die Sehgrube oder Augenblase als dorsale Längszone der Medullarwand nur ventral deutlich abgesetzt, dorsal schloß sich ohne scharfe Grenze ein kräftig proliferierender Randstreifen an. Die Veränderung erklärt sich einmal aus dem Umstand, daß dieser Randstreifen nach der dorsalen Nahtverschmelzung und Absonderung der Vorderhirnportion der Trigeminusganglienleiste, außerordentlich rasch und kräftig wächst; dadurch kommt das gewölbt vortretende Dach des Vorder- und späteren Zwischenhirns zu stande, das in den nur wenig älteren Embryonen der Figg. 164 und 166 so sehr in die Augen fällt. Sodann aber kommt noch ein anderes Moment in Betracht: die mit Schluß des Hirnrohres sofort eintretende und rasch zunehmende Achsenkrümmung desselben, die es bedingt, daß ein auf die Ebene der Keimscheibe senkrecht geführter Schnitt die Achse des Vorderhirns nicht mehr wie in den vorhergehenden Stadien rechtwinklig, sondern schräg trifft oder derselben gar parallel verläuft. Infolgedessen sind die Schnitte Fig. 162, 164, 166, obwohl am Embro genau so orientiert wie Fig. 161, doch im morphologischen Sinne mit diesem letzteren nicht identisch, sondern fallen im ventralen Gebiet weiter rostral-, im dorsalen weiter kaudalwärts, woraus sich der auffallende Unterschied in der Verteilung des mesodermalen Gewebes erklärt.

Fig. 163 kann zur Erläuterung dienen. Es ist die Profilansicht des Gehirns, in der eine unterbrochene Linie die Lage des in Fig. 162 abgebildeten Schnittes andeutet. Die Augenblase nimmt den größeren

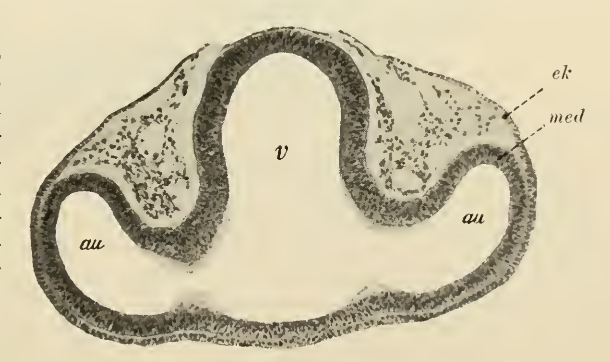


Fig. 164. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *au* Hohlraum der Augenblase, Sehventrikel. *ek* Epidermis. *med* Wandung der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Teil der Seitenfläche des Vorderhirns ein; ihre Kontur ist dorsal- und kaudalwärts scharf, weil sie hier in freier Wölbung über das anschließende Mittelblattgewebe ein wenig übergreift, ventral- und rostralwärts geht sie in sanfter Biegung aus der Hirnwand hervor, hier ist überhaupt noch kein Mittelblattgewebe vorhanden. Diese Beziehung zum Mesoderm stimmt nun sehr wohl zu den oben p. 154 und 157 besprochenen Befunden bei jüngeren Stadien, wenn man sich klar macht, daß die Stellung der Augenblase zur Körperachse durch die Achsenkrümmung des Vorderhirns eine andere geworden ist. Der

ventral-kaudale Sektor der Sehgrubenwandung, den wir oben bei Embryonen mit flach ausgebreiteter Vorderhirnplatte dem Kopfmesoderm anliegend gefunden hatten, derselbe Sektor der Augenblase ist nunmehr infolge der in der Infundibularregion ventral- und kaudalwärts gerichteten Entfaltung des Vorderhirnbodens um annähernd 90° gedreht und zu einem kaudal-dorsalen Sektor geworden. An dem dorsalen Umfang der Augenblase, der in den früheren Stadien der kaudale war, muß der Schnitt demnach Mesoderm treffen, nicht aber an der ventralen Fläche, die früher die rostrale und als solche von Mittelblattgewebe von Haus aus frei war.

Die in Fig. 164 und 166 abgebildeten Schnitte stammen von Embryonen aus dem letzten Drittel und dem Ende des 2. Brüttages, d. h. aus dem 7. Stadium von His (A. L. III[9], 1868), entsprechend Duval (1889), Fig. 98—103; Keibel und Abraham (A. L. II, 1900), N.-T. Fig. 12 (s. dieses Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98, Fig. 37e). Diese beiden Schnitte zeigen das relative Zurückbleiben der Augenblasen bei der weiteren Größenzunahme des Vorderhirns: während dieselben in Fig. 162 einen wesentlichen Teil dieses Gehirnabschnittes darstellten, erscheinen sie in Fig. 166 nur noch als ein Anhang desselben. Und gleichzeitig vollzieht sich die Einengung des Halses der Augenblase zur Bildung des sogenannten Augenblasenstieles.

Fig. 164 steht in der Mitte zwischen Fig. 162 und 166 und zeigt besonders schön den Unterschied des basalen und des dorsalen Umfanges des Augenblasenstieles. Fig. 165 gehört zu diesem Schnittbild

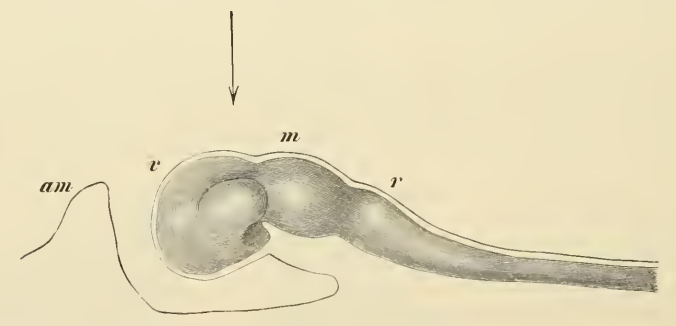


Fig. 165. Linksseitige Profilansicht des Gehirns von einem Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Vergr. 40:1. *am* Kopfkappe des Amnion. *m* Mittelhirn. *r* Rautenhirn. *v* Vorderhirn. Der Pfeil bezeichnet die Lage des in Fig. 164 abgebildeten Schnittes.

als Erläuterung hinzu und zeigt die Lage des Schnittes. Bei der Vergleichung dieses Gehirns mit dem in Fig. 163 abgebildeten, welches ungefähr einen halben Tag jünger ist, fällt zweierlei auf. Erstens die stärkere Achsenkrümmung, die auch in der Form der Augenblase zum Ausdruck kommt, indem diese mit ihrem blinden Ende nicht mehr rein lateral- und dorsal-, sondern zugleich im Bogen kaudalwärts gerichtet ist, über das Vorderhirngebiet hinaus, neben dem Mittelhirn kaudalwärts ragend. Zweitens ist bemerkenswert das beträchtliche Wachstum des Vorderhirndaches und seine Vorwölbung in dorsaler, rostraler und ventraler Richtung; die Zugehörigkeit der Augenblase zur kaudalen Hälfte des Vorderhirns ist zwar noch klar ersichtlich, immerhin aber die nahe Beziehung zu dem rostralwärts vorwachsenden

Endhirn durch das der Achsenkrümmung entsprechende, gemeinsame Ventralwärtsrücken ebenfalls angedeutet.

Die Figg. 161—166 geben nun auch Aufschluß über das Zustandekommen der auf den ersten Blick befremdenden Erscheinung, daß die Augenblase, die doch bei ihrem Entstehen als Sehgrube und so auch noch in Fig. 161 im Beginn des 2. Brüttages eine entschieden dorsale Bildung ist, später, und zwar bereits im letzten Drittel des 2. Brüttages, wie schon in Fig. 164 und 165, scheinbar als Prominenz der ventralen Zone sich darstellt. Es ist dies nicht etwa eine Verschiebung der Augenblase selbst an der Hirnwand, sondern lediglich der Ausdruck einer Formveränderung des Gehirns, nämlich der ventralen Abplattung des Vorderhirns als wahrscheinliche Folge der ungeheuren Entfaltung des dorsal zwischen den Augenblasen entstehenden Vorderhirndaches.

Wenn man die Figg. 161, 162, 164 miteinander vergleicht, so ist diese Flachlegung des Vorderhirnbodens deutlich verfolgbar. Die ventrale Längszone (Grundplatte, His), die sich in Fig. 161 noch schräg lateral-dorsalwärts erhebt und in einer vorspringenden, durch

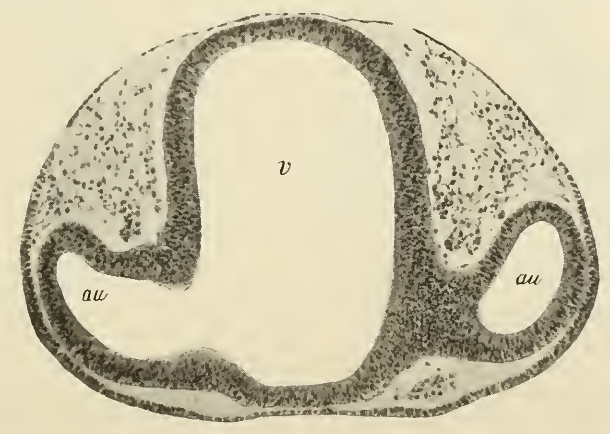


Fig. 166. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

ein Sternchen bezeichneten Ecke gegen die zur Sehgrube oder Augenblase erweiterte dorsale Zone absetzt, ist schon in Fig. 162 und noch entschiedener in Fig. 164 horizontal gelegt und in querer Richtung gestreckt. Die früher erkennbare mediane Furche ist dadurch verstrichen, und man findet von einer Augenblase zur anderen sich hinüberstreckend eine einheitliche, relativ dünne Platte, die Anlage der Lamina terminalis, welche jedoch nur in dem rostralwärts sich anschließenden Gebiet als solche bestehen bleibt, während sie gerade in der Gegend der vorliegenden Schnitte später dem hier sich bildenden Chiasma opticum Platz macht.

Und damit berühren wir wiederum den Augenblasenstiel, dessen Gestaltung gerade in Fig. 164 zum ersten Mal deutlich wird, insbesondere hinsichtlich des verschiedenen Verhaltens einerseits seiner basalen, andererseits seiner kaudalen und dorsalen Wand.

An der basalen Fläche ist, streng genommen, ein Stiel überhaupt

nicht unterscheidbar, sondern nur ein Hals, d. h. von der durch Sternchen bezeichneten Längszonengrenze erhebt sich die ventrale Wand der Augenblase in gleichmäßiger Wölbung lateral-dorsalwärts, der Epidermis angeschmiegt, bis zu der Stelle, wo sie die letztere plötzlich in scharfer Biegung verläßt und zwischen diese beiden Epithellamellen Mesenchymzellen des Kopfmesoderms sich eindrängen.

Dies ist der Umschlagsrand, an dem später die Grenze des invertierten und des äußeren Blattes des Augenbechers gelegen ist, und wo sich auch jetzt schon eine Grenze im Bau der Augenblasenwand bemerkbar macht. Denn die einem Sinnesepithel ähnelnde Differenzierung, die wir oben (p. 153 und 154) im Grunde der Sehgrube gefunden hatten, erstreckt sich n u r s o w e i t in der Wand der Augenblase, wie diese d e r E p i d e r m i s a n l i e g t (s. Fig. 166 links).

An der dorsalen und ebenso auch an der kaudalen (Fig. 167) Fläche ist die Beziehung der Augenblase zur Gehirnwand eine andere, hier kann in der Tat ein, wenn auch kurzer Augenblasenstiel unterschieden werden. Die gewölbte mediale Wand der Blase setzt sich hier in stumpfem Winkel ab gegen einen Teil der Wandung, der annähernd horizontal und gestreckt medialwärts zieht und hier in ungefähr rechtem Winkel in die Seitenwand des Vorderhirns umbiegt (Fig. 166 links).

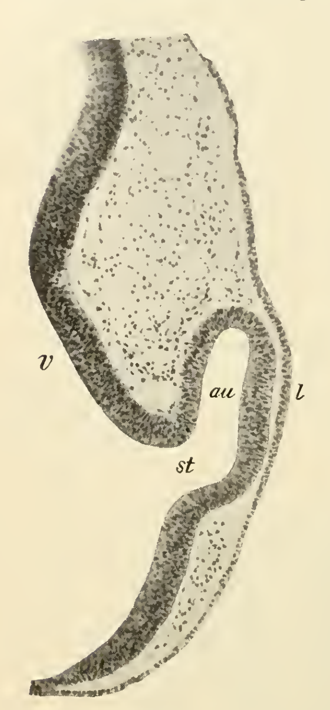


Fig. 167. Horizontalschnitt durch den Vorderkopf eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel der Augenblase. *l* Linsenplatte des Ektoderms (oberer Rand). *st* Stiel der Augenblase. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Cyclostomen.

Die Augenblase ist bei **Petromyzonten** zuerst von Wilh. Müller (1874) zutreffend beschrieben worden, an Embryonen von Petromyzon fluviatilis. Das früheste von ihm beobachtete Stadium fand sich bei Embryonen, an welchen das Vorderende des Körpers 0,45 mm über das kugelig verdickte, umgebogene Hinterende vorragte, welche also ungefähr entsprachen der 6. Periode nach Goette (A. L. III², 1890), der 3. Periode nach Kupffer (A. L. III², 1890), d. h. dem in diesem Handbuch Bd. I, Abt. 2, p. 10, Fig. 2e und Fig. 2n abgebildeten Stadium.

Eingehender hat Kupffer (A. L. III², 1890) bei Petromyzon Planeri die Entwickelung verfolgt. Er fand, daß die Bildung der Augenblase hier relativ spät, mindestens 24 Stunden nach vollendeter Abschnürung des Hirns von dem Ektoderm, aber doch ganz zu Anfang der 3. Periode beginnt, also wahrscheinlich bereits in dem in diesem Handbuch Bd. I, Abt. 2, Fig. 2d und Fig. 2m abgebildeten Stadium.

Fig. 168 giebt einen Schnitt durch den Vorderkopf wieder, dessen Schnittrichtung durchaus entspricht derjenigen der in Fig. 162—165

abgebildeten Präparate vom Hühnchen, es ist ein Querschnitt durch den überragenden Kopfteil, der jedoch infolge der bereits vorhandenen Achsenkrümmung des Hirnrohres im morphologischen Sinne nicht transversal, sondern der Achse annähernd parallel (horizontal) verläuft. Die durch den Schnitt getroffenen Teile sind daher annähernd die gleichen in beiden Objekten, die Abweichung des Bildes ist aber trotzdem eine sehr auffallende. Dort in dem Vogelembryo geräumige Hirnhöhle und relativ dünne Wand; hier im Petromyzontenembryo enge Höhle und massige Hirnwand. Dort sehr große Augenblasen und diese durch eine breite basale Zone auseinandergerückt, so daß sie deutlich bilateral nach rechts und links schauen; hier sehr kleine Augenblasen und diese nur durch eine sehr schmale Basalzone getrennt, so daß der Anschein entsteht, als ob es sich um eine unpaare Anlage handle, die Duplicität nur darin angedeutet, daß in den lateralen Ausbuchtungen der Erweiterung beiderseits Mitosen auftreten, die am Boden fehlen.

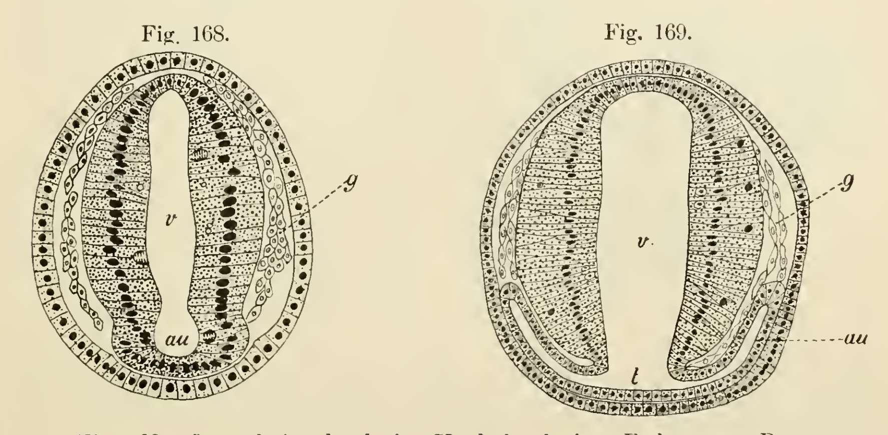


Fig. 168. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Petromyzon Planeri aus dem Anfang der 3. Periode nach Kupffer (1890). Vergr. 160:1. *au* Ventrikel in der Gegend der Augenblasen. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *v* Vorderhirn.

Fig. 169. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Petromyzon Planeri aus dem Anfang der 4. Periode nach Kupffer (1890). Vergr. 160:1. *au* Augenblase. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *t* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Daß diese Auffassung richtig ist, beweist der in Fig. 169 wiedergegebene Befund eines nur wenig älteren Neunaugenembryo. Er ist ein dem vorhergehenden genau entsprechend orientierter Schnitt, in welchem alle Teile der Anlage mit denen des oben Fig. 164 gegebenen Bildes vom Vogelembryo nunmehr mit Sicherheit identifiziert werden können. Die Augenblasen sind im Laufe der 3. Periode (nach Kupffer) beiderseits rasch hervorgewachsen und stellen seitlich erweiterte Blindsäcke dar, welche, wie die Profilansicht (dies Handb., Bd. I, 2, Fig. 2n) zeigt, dorsal- und kaudalwärts überhängen, genau so wie die des Vogelembryo in Fig. 165. Zwischen beiden Augenblasen findet sich wie beim Vogelembryo eine basale Zone, die Anlage der späteren Lamina terminalis, und es ist nur auffallend, daß die basale Wand des Augenblasenstieles so ganz kontinuierlich in dieselbe sich fortsetzt, ohne Andeutung der bei Vogelembryonen so gut erhaltenen Grenze.

Die anderen Unterschiede der Schnitte 164 und 169 sind untergeordneter Natur. Besonders auffallend bei Petromyzon, im Gegensatz zu dem Vogelembryo, ist das ungeheure Ueberwiegen der massigen Hirnwandung im Vergleich zu den dünnwandigen und schwächlichen Augenblasen. Dies ist aber lediglich ein Unterschied des relativen Wachstumsüberwiegens. Für die morphologische Betrachtung hat es nur insofern ein allerdings nicht geringes Interesse, als sich darin, wie auch schon in dem verspäteten Auftreten der Augenblasen, dem kein Sehgrubenstadium vorhergeht, deutlich dokumentiert, daß bei Petromyzonten, im Vergleich mit anderen Wirbeltierklassen, das Auge schon in seiner ersten Anlage Kennzeichen eines rudimentären Organs an sich trägt.

Auch von einem **Myxinoiden** (Bdellostoma Stouti) sind von Kupffer (1900) einige Nachrichten über die Augenentwickelung beigebracht worden. Das jüngste Stadium, von dem er die Augenblase beschreibt, entspricht ungefähr den in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, Fig. 3b, 3c, 4a abgebildeten Embryonen.

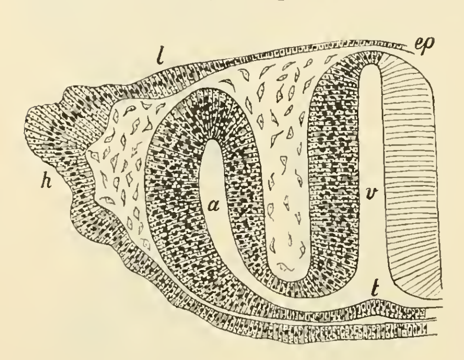


Fig. 170. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bdellostoma Stouti von ungefähr 10 mm Körperlänge. Nach Kupffer (1900). Vergr. 160:1. *a* Augenblase. *ep* Epidermis. *h* Haftleiste am Seitenrand des Vorderkopfes. *l* Linsenplatte. *t* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Der in Fig. 170 nach Kupffer wiedergegebene Querschnitt durch den Vorderkopf eines solchen Embryo ist wiederum ebenso orientiert wie die in Fig. 164—166 vom Hühnchen und in Fig. 169 vom Neunauge abgebildeten Schnitte, und wenn er auch hinsichtlich seiner Entwickelungshöhe entschieden weiter ist als jene, so kann er doch mit ihnen noch ohne Schwierigkeit verglichen werden.

Sehr auffallend nun sind in diesem Ingerembryo die Augenblasen, einmal durch ihre Größe, sodann durch ihre Dickwandigkeit. In beiden Beziehungen steht dieses Objekt in denkbar größtem Gegensatz zu Petromyzon (Fig. 169) und nähert sich viel eher dem Vogelembryo (Fig. 164, 166). Denn wenn man sich das Cavum encephali, d. h. Hirnhöhle samt Sehventrikel, stark ausgedehnt dächte, so würde annähernd das Bild der Schnitte vom Hühnchen herauskommen, obschon auch dann noch mancherlei Abweichungen bestehen bleiben. Vor allem die Dicke der Wandungen der Augenblase! Hier scheint fast, wenn man das Massenverhältnis zum ganzen Gehirn in Betracht zieht, gar keine Augenblase mehr vorzuliegen, sondern ein voluminöser Sehlappen, ein Ophthalmencephalon! Und zwar zeigt nicht nur die distale Wand, das spätere Retinalblatt, sondern auch die proximale, das Pigmentblatt, eine solche Verdickung. Wenn in der vorliegenden Zeichnung nach der Zahl der Zellkerne die Zahl der die Wandungen bildenden Lagen bezw. Zeilen von Medullarzellen abgeschätzt werden darf, so ist die Wand des Vorderhirns, des Thalamencephalon, durchschnittlich 6, das proximale Blatt der Augenblase 5 und das Retinalblatt 7—8 Zellenlagen mächtig. Das ist ein überaus merkwürdiger Befund,

für den ein Verständnis zur Zeit mangelt und nur in der Vermutung gesucht werden kann, daß hier ein in der Ascendenz hochentwickelt gewesenes Organ in zwecklosem Rudimente weiter vegetiert.

Seltsam ist auch die dem Umschlagsrand der Angenblase gegenüberliegende Ektodermverdickung, welche KUPFFER mit Bestimmtheit als Linsenplatte deutet. Für diese Deutung kann natürlich nur aus rostral- und kaudalwärts benachbarten Schnitten die volle Ueberzeugung gewonnen werden, der Einzelschnitt, wie er hier vorliegt, liefert sie nicht, weil sich die in Rede stehende Verdickung hier unmittelbar an eine eigentümliche Epidermiswucherung anschließt, welche als Haftleiste den Seitenrand des Vorderkopfes säumt zu seiner Verlötung mit dem Rand der Keimhautmulde, in der er ruht. Ist die Deutung richtig, dann ist der Befund, wie KUPFFER mit Recht andeutet, sehr merkwürdig, da nach allen sonstigen Erfahrungen die Linsenplatte sich stets an der freien Wölbung des Retinalblattes der Augenblase bildet. Ein Motiv für ihre dorsal gerichtete Verlagerung ist ja allerdings naheliegend zu vermuten eben in der Entstehung der erwähnten Haftleiste, einer exquisit cänogenetischen, larvalen Bildung. Mit dieser darf wohl auch der ebenfalls fremdartige Befund in Zusammenhang gebracht werden, daß die Augenblase an ihrer distalen Wand von einer mächtigen Mesenchymlage umgeben ist, von der sie sich auch im weiteren Verlauf der Entwickelung nicht wieder befreit, sondern für immer sozusagen lebendig begraben bleibt zu endgültiger Verkümmerung.

Somit zeigen die beiden Cyclostomengruppen, Petromyzonten und Myxinoiden, so sehr sie untereinander abweichen in der Entwickelung ihrer Augenanlage, doch die allgemeine Uebereinstimmung, daß mannigfache Spuren einer höheren Organisation erkennbar sind, welche im Laufe der Phylogenese verloren ging. Wenn man nur die Augenentwickelung in Betracht zieht, so spricht alles für die Annahme, daß es sich hier nicht um primitive, sondern um sekundär degenerierte Wirbeltierformen handelt.

Selachier.

Ganz anders stellt sich die Augenentwickelung bei Selachiern dar, nämlich als ein in voller Kraft stehender Entwickelungsvorgang, der mit den entsprechenden Erscheinungen bei Vogelembryonen im wesentlichen übereinstimmt und zum gleichen Ziele führt.

Wir haben oben in dem Abschnitt über die Sehgruben auch die erste Entstehung der Augenblasen bei Acanthias- und Torpedoembryonen bereits mitbesprochen, da ja das, was wir unter Beziehung auf die freie Fläche der Medullarplatte als Sehgrube kennen lernten, in Rücksicht auf die Außenfläche der Medullarwand die Augenblase darstellt. Bei Selachierembryonen ebenso wie beim Hühnchen dehnen sich diese ersten Anlagen der Augenblasen in gleichem Schritt mit dem allmählichen Schluß des Hirnrohres mehr und mehr aus und bedingen in demselben Maße mehr und mehr prominierende, halbkugelige Vorwölbungen an der Seite des Vorderkopfes. Diese Vorgänge spielen sich ab in den Stadien E und F nach BALFOUR und ZIEGLER (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 21, Fig. 6d), einer Periode, in der die Körperlänge bei Torpedo ocellata von 2 auf annähernd 3 mm, und die Zahl der äußerlich erkennbaren Urwirbel von 12 auf 20 steigt.

Zur Zeit da der vordere Neuroporus geschlossen ist, d. h. mit

Beginn des Stadiums G, haben auch die Augenblasen eine Etappe ihrer Entwickelung erreicht, auf der sie, zwar wachsend, aber ohne wesentliche Formveränderung, verhältnismäßig lange verweilen, näm-

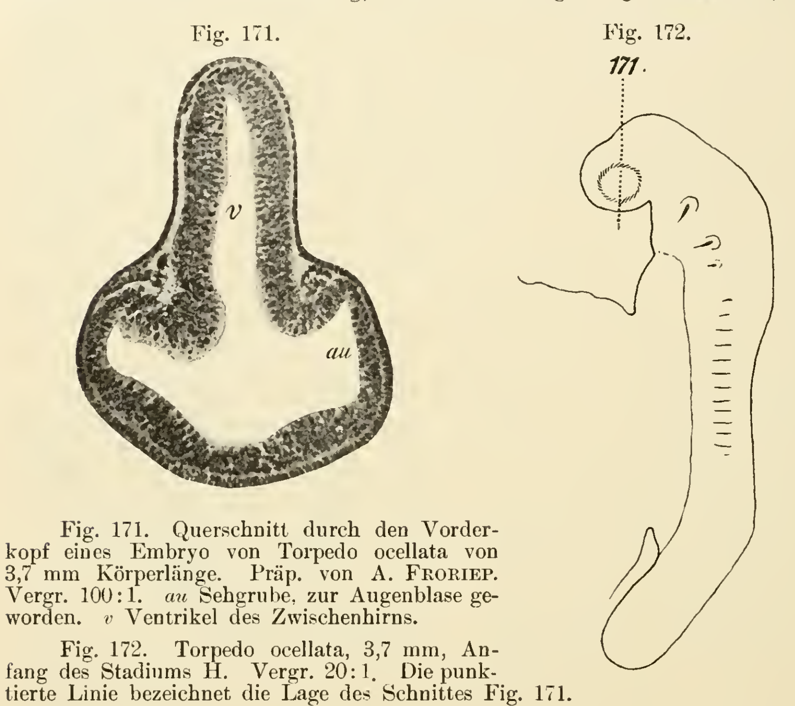


Fig. 171. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 3,7 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehgrube, zur Augenblase geworden. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

Fig. 172. Torpedo ocellata, 3,7 mm, Anfang des Stadiums H. Vergr. 20:1. Die punktierte Linie bezeichnet die Lage des Schnittes Fig. 171.

lich die Stadien G und H hindurch und bis in den Anfang des Stadiums J, durch einen Zeitraum, in dem bei Torpedo ocellata die Körperlänge von beiläufig 3 auf reichlich 5 mm, die Urwirbelzahl von ungefähr 20 auf mehr als 40 steigt.

Wenn man nun Schnitte von Selachierembryonen verschiedener Größe aus dieser Periode (Fig. 171—177), die untereinander eine große Uebereinstimmung zeigen, vergleicht mit entsprechenden Präparaten vom Hühnchen (Fig. 162—166), so machen sich zwischen beiden gewisse typische Abweichungen bemerkbar, welche in der Hauptsache auf zwei Momente zurückzuführen sind. Einmal ist das Wachstumstempo der Augenblase im Verhältnis zur Gliederung und Achsenkrümmung des gesamten Gehirnrohres bei Selachiern ein langsameres als bei Vogelembryonen, und ferner überwiegt das Vorderhirn im Verhältnis zu Mittel- und Hinterhirn in den sich entsprechenden Entwickelungsstadien beim Hühnchen viel stärker als bei Selachierembryonen. Durch diese relativen Wachstumsdifferenzen gestaltet sich das Bild der Querschnitte aus den beiden Klassen, bei aller Uebereinstimmung der wesentlichen Züge, doch etwas verschieden.

Fig. 171 zeigt einen Querschnitt durch den Vorderkopf eines Torpedoembryo, dessen Schnittrichtung in Fig. 172 in den Umriß des Embryo eingetragen ist. Die Schnittrichtung ist eine scheinbar ganz andere als die des Schnittes Fig. 162 durch das Hühnchengehirn Fig. 163. Wenn man aber die beiden Gesamtansichten Fig. 163 und

172 vergleicht, so sieht man, daß in der letzteren infolge der starken Mittelhirn- und Nackenkrümmung die Längsachse des embryonalen Körpers zu der des Vorderkopfes in einem spitzen Winkel geknickt

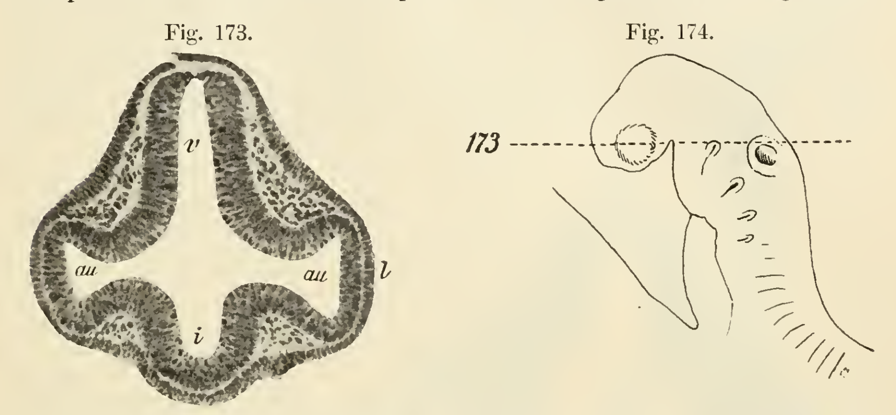


Fig. 173. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 4,6 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel in den Augenblasen. *l* Linsengegend des Ektoderms. *i* Infundibularregion. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Fig. 174. Torpedo ocellata, 4,6 mm, Ende des Stadiums H. Vergr. 20:1 Die unterbrochene Linie bezeichnet die Lage des Schnittes Fig. 173.

steht; infolgedessen haben die zur Körperachse transversale Schnittebene der Fig. 163 und die der Körperachse parallele in Fig. 172 beide für den Vorderkopf ungefähr die gleiche Lage. Während aber in den Präparaten Fig. 162—166 der Schnitt ganz innerhalb des Vorderhirns liegt, greift er in Fig. 171 infolge der relativen Kleinheit des Vorderhirns auf das Mittelhirn über; und während in den Schnitten vom Hühnchen (Fig. 164, 166) das Gehirnrohr in breiter, geräumiger Wölbung erscheint, stellt es hier (Fig. 171) einen engen Dachfirst vor. Im übrigen zeigen beide Objekte, wie gesagt, Uebereinstimmung in den wesentlichen Zügen. Insbesondere ist die Einheit der Vorderhirnhöhle mit den Sehventrikeln sehr deutlich, dieser einheitliche Hohlraum hat im Schnitt umgekehrt T-förmige Gestalt, und die Kommunikation der Sehventrikel mit der übrigen Vorderhirnhöhle ist so geräumig, die Basis der Augenblase also so breit und wenig eingeschnürt, daß, ebenso wie in Fig. 162, es schwer ist, die Grenze der Augenblase gegen die übrige Vorderhirnwand zu bestimmen. Ferner ist auch das Verhalten des mesodermalen Gewebes übereinstimmend. Nur am dorsalen und kaudalen Umfang der Augenblase finden sich, die hier vorhandene Einziehung der Wand ausfüllend, Mesenchymzellen und Bestandteile der Ganglienleiste des Trigeminus. Außerdem liegt die gesamte Augenblase, sowie auch die anschließende basale Zone der primitiven Lamina terminalis dem Ektoderm dicht an, welches auf der Augenblase noch keine lokalisierte Verdickung zeigt, aber im ganzen Umfang des verbreiterten rostralen Vorderhirnabschnittes eine etwas erhöhte Epithelschicht darstellt.

Eine Besonderheit bietet im vorliegenden Objekt die distale Wand der Augenblase dar, diejenige, die sich später einstülpt und zum inneren oder Retinalblatt des Augenbechers wird. Dieser Teil der Augenblasenwandung ebnet sich sehr frühzeitig in eigentümlicher

Weise, so daß das Sehepithel, welches in den Augenblasen des Hühnchens die Konkavität einer Kugelschale auskleidet, hier im Torpedoembryo einen ebenen Teller bildet, dessen freie Fläche ziemlich genau medialwärts schaut und an seinem rostralen, dorsalen und kaudalen Umfang in spitzem Winkel in die proximale Wand, das spätere Pigmentblatt des Augenbechers, umbiegt. Da der Schnitt in Fig. 171 mit seinem unteren Ende den basalen Umfang trifft, so ist diese spitzwinklige Umbiegung hier nur am oberen Rand zu sehen.

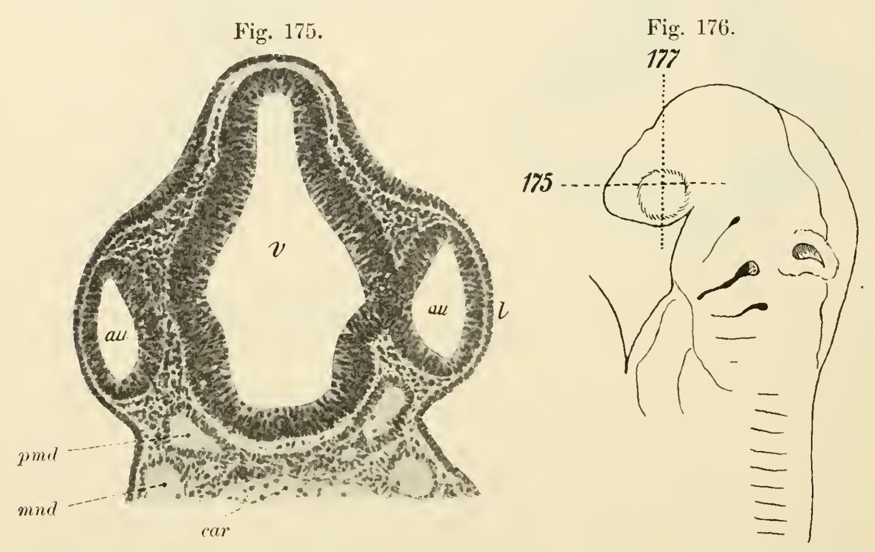


Fig. 175. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 5,8 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. *au* Augenblase. *car* Querkommissur der Carotis interna. *l* Ektoderm am oberen Rand der Linsenplatte. *mnd* mandibulare, *pmd* prämandibulare Kopfhöhle. *v* Zwischenhirn.

Fig. 176. Torpedo ocellata, 5,4 mm, Stadium J. Vergr. 20 : 1. Die unterbrochenen Linien bezeichnen die Lage der Schnitte Figg. 175 und 177.

Anders die in Fig. 173 und 175 abgebildeten Präparate, deren Schnittrichtung (in den Figg. 174 und 176 eingetragen) die Augenblase sozusagen horizontal durchsetzt, die erwähnte Knickung der Wand also am rostralen und kaudalen Rande trifft. Hier erhält man beinahe den Eindruck, als ob die distale Wand mit dem Sehepithel eine gewisse Steifheit besäße im Vergleich zu der proximalen, die sich weich in das Ventrikellumen vorbuchtet. Als Motiv für dieses Verhalten kann die besonders in Fig. 175 sich aufdrängende Bemerkung gelten, daß die Steifheit der Augenblasenwand genau nur so weit reicht, als letztere sich in inniger Berührung mit dem Ektoderm befindet. An der Stelle, wo diese an dem zugeschärften Rande des zwischendrängenden Mesenchyms auseinanderweichen, da knickt sich auch sofort die Augenblasenwand im Winkel ein.

In dem Embryo der Fig. 173, zu Ende des Stadiums H, ist im Bereich der Augenblase noch keine Verdickung des Ektoderms vorhanden, in dem der Fig. 175 dagegen, im Anfang des Stadiums J, findet sich eine solche in den weiter basalwärts gelegenen Schnitten. Dies ist aus der Figur 177 unmittelbar ersichtlich, da der hier abge-

bildete Schnitt von ungefähr gleichaltrigem Embryo, dank seiner Schnittrichtung, die, wie aus Fig. 176 zu ersehen, diejenige der vorhergehenden Figur unter rechtem Winkel kreuzt, die eben beginnende Anlage der Linsenplatte zeigt. Die Lage der letzteren entspricht dem mittleren Drittel der distalen Augenblasenwand. Beide Epithelblätter sind auch in diesem Objekt innig verbunden. Die Augenblasenwand aber besitzt nicht mehr jene gleichmäßige Dicke wie in den jüngeren Embryonen, sondern zeigt, und zwar genau entsprechend der Ausdehnung der Linsenplatte, eine Verdickung, durch welche nun die früher ebene Oberfläche des Sehepithels sich konvex in das Lumen des Sehventrikels vorwölbt. Da hierin der Beginn der Entstehung des Augenbechers vorliegt, verlassen wir die Selachierentwickelung für jetzt, um weiter unten an die hier beschriebenen Vorgänge wieder anzuknüpfen.

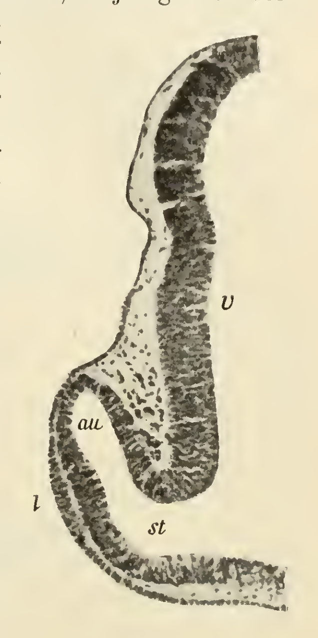


Fig. 177. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo ocellata von 5,4 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel in der Augenblase. *l* Linsenplatte des Ektoderms. *st* Stiel der Augenblase. *v* Ventrikel im Zwischen- und Mittelhirn.

Teleosteer.

Der erste, der mit Hilfe der Schnitttechnik die Entwickelung des Fischauges untersuchte, war Schenk (1867); die Entwickelungsstadien jedoch, bei denen seine Beobachtung einsetzte, waren schon zu alt, um die erste Anlage der Augenblase aufzuklären. So war die überraschende Entdeckung, daß das Centralnervensystem und mit ihm die Augenblase bei Knochenfischen nicht als Hohlgebilde, sondern als solide Massen sich vom Ektoderm abgliedern, Kupffer (A. L. III[4], 1868) vorbehalten. Oellacher (A. L. III[4], 1873), Goette (1878), Hoffmann (A. L. III[4], 1884), Goronowitsch (1885) und Henneguy (A. L. III[4], 1888) bestätigten dieselbe und erweiterten unsere Kenntnis darüber.

Die Entstehung der Augenblase fällt bei Forellenembryonen in die Entwickelungsstadien, die nach Kopsch (A. L. III_4, 1898) mit den Ziffern VI, VII, VIII zu bezeichnen und in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 34 als Fig. 10f, g, h, abgebildet sind; die Körperlänge der Embryonen steigt während dieser Periode von 1,6 auf 2,1 mm.

Die Abbildungen in Fig. 178 I—V, 5 Querschnitte durch eine ungefähr identische Ebene des Vorderkopfes von 5 Forellenembryonen der angegebenen Periode, führen den Abschnürungsvorgang anschaulich vor.

Fig. 178 I zeigt das Vorderhirn als massiven Medullarstrang von dreiseitig prismatischem Querschnitt; von den 3 Seiten bildet die dorsale die freie Oberfläche des Keimes, die beiden ventralen sind die

Seitenflächen des keilförmig in den Dotter eingesenkten Stranges. Die freie Oberfläche ist nahezu eben, eine mediane Rückenfurche, wie sie auf dem Mittel- und Hinterhirnabschnitt vorhanden ist, fehlt hier im Vorderhirngebiet dieses frühen Stadiums völlig, und ebenso fehlt an der freien Fläche auch jede Andeutung der seitlichen Grenze der Medullaranlage. An den Seitenflächen dagegen ist eine Gliederung durch 2 Furchen erkennbar, die von Goette als „mediale und laterale

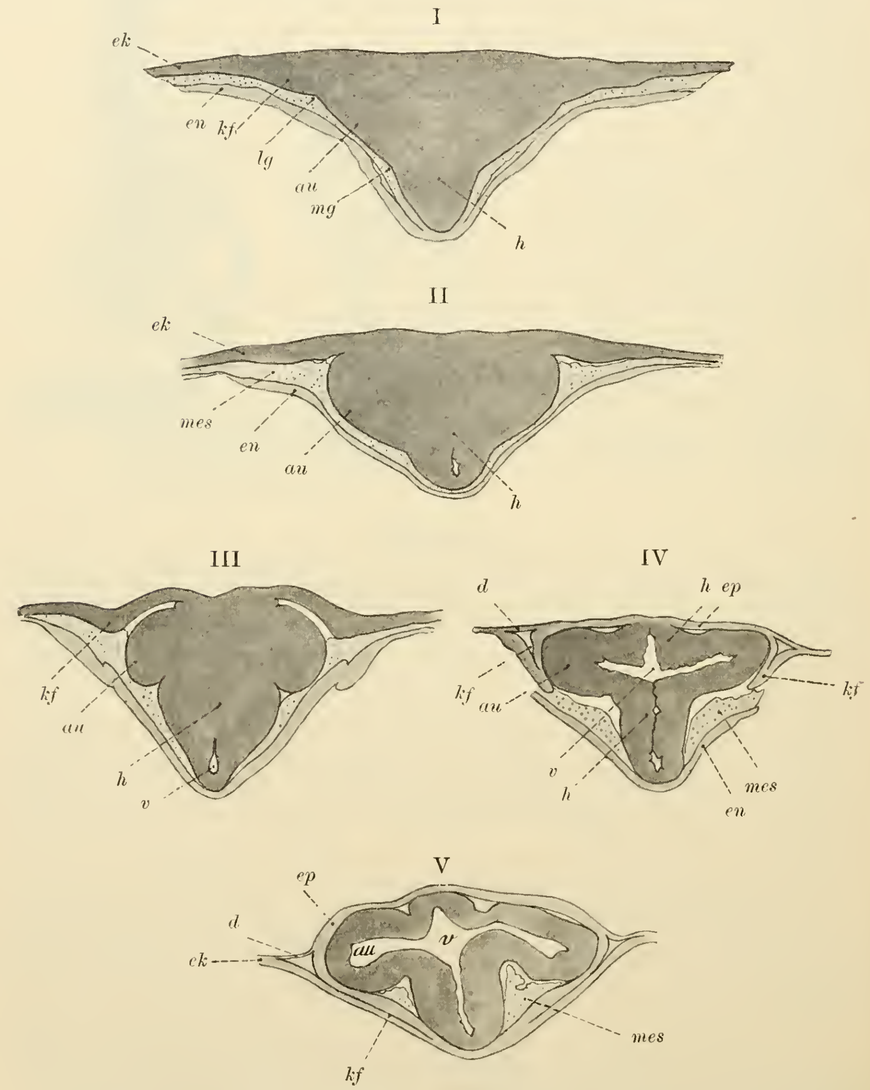


Fig. 178 I—V. Fünf Querschnitte durch den Vorderkopf von 5 Embryonen von Trutta fario aus den nach Kopsch mit VI, VII, VIII zu bezeichnenden Stadien. Nach Goette (1878). Vergr. ungefähr 150:1. *au* Augenknospe bezw. Augenblase. *d* Deckschicht des Ektoderms. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *ep* Epidermis. *h* Material bezw. Wand des Vorderhirns. *kf* Kopffalte des Ektoderms. *lg* laterale Grenzfurche. *mes* Mesoderm. *mg* mediale Grenzfurche. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Grenzfurche“ bezeichnet wurden; von dem ventralwärts vorspringenden „Kiel“ (Kupffer) setzt sich durch die mediale Grenzfurche jederseits als flache Wölbung die erste Andeutung der Augenblase, oder richtiger gesagt der Augenknospe, ab, und an diese schließt sich, durch die laterale Grenzfurche von ihr geschieden, eine ebenfalls ventralwärts vortretende flache Erhabenheit an, eine Wucherung des Ektoderms, die, der Kopffalte anderer Wirbeltierembryonen homolog, die Tendenz hat, zur Abhebung des Vorderkopfes und Bildung der Mundbucht sich einzusenken, dieses Ziel aber erst in viel späteren Stadien erreicht. Daraus ergiebt sich, daß an der Seitenfläche die Abschnürungsgrenze des Medullarstranges mit der von Goette als laterale Grenzfurche bezeichneten Einziehung zusammenfällt.

In Fig. 178 II ist diese Grenze bereits unverkennbar ausgeprägt durch eine spitzwinklige Einziehung zwischen Augenknospe und Oberflächenektoderm. Auch die mediale Grenzfurche ist tiefer eingezogen und bildet nun deutlich die ventrale Grenze der Augenknospe. Der Hauptfortschritt dieses Embryo ist der erste Anlauf zur Bildung des Lumens, das sich als kleiner unregelmäßiger Spalt in der Medianebene des Kieles eingestellt hat.

Fig. 178 III zeigt weitere Fortschritte in allen diesen Punkten. Der Spaltraum hat eine regelmäßigere Wand erhalten, die Augenknospen haben sich durch tiefe Einziehung der Grenzfurchen halbkugelig abgeschnürt, und besonders eingreifend ist die durch Vertiefung der lateralen bezw. jetzt dorsalen Grenzfurche bedingte Abgrenzung der gesamten Vorderhirnanlage von dem darüber liegenden Ektoderm, welche so weit gediehen ist, daß beide nur noch in einer, etwa $^2/_4$ der ganzen Breite einnehmenden, mittleren Zone miteinander verbunden sind.

Fig. 178 IV ist einem merklich älteren Embryo entnommen, in dem nunmehr die Bildung der Medullarhöhle im Vorderhirn weit gediehen ist, derart, daß der Ventrikelraum sich sowohl in der Medianebene vom Boden bis zur Decke, wie auch beiderseits in die Augenknospen hinein angelegt hat. Die Abschnürung von dem Ektoderm der Oberfläche ist ebenfalls fortgeschritten, so daß jetzt hier ein Querschnittsbild erreicht ist, das mit den typischen Abschnürungsbildern des Medullarrohres in anderen Wirbeltierklassen ohne weiteres identifizierbar erscheint. Eine Abweichung des Objektes von anderen Formen besteht noch darin, daß der Vorderkopf des Embryo nicht vom Dotter abgehoben ist; die Kopffalte, deren Beginn schon in den jüngeren Stadien verfolgt wurde, hat sich jedoch weiter ventralwärts herabgesenkt, und zwar, was für uns von besonderem Interesse ist, so weit, daß die laterale Wölbung der infolge der Entstehung der Sehventrikel nun zu Blasen gewordenen Augenknospen von der eingesenkten Epidermis ganz umfaßt wird. Daß bei dieser Einsenkung des Ektoderms die oberflächliche Zellenlage desselben nicht mitgeht, sondern als zarte Brücke über der Lichtung der nur von der „Grundschicht“ (Goette) des Ektoderms gebildeten Kopffalte zeitweise stehen bleibt, das ist nichts Besonderes, sondern stimmt mit dem allgemeinen Verhalten dieser „Deckschicht“ (Goette) bei Teleosteern, Ganoiden und teilweise auch Amphibien überein, welche, morphologisch ohne Bedeutung, lediglich als Schutzhülle für den im Wasser frei sich entwickelnden Embryo aufzufassen ist und später schwindet.

Der in Fig. 178 V wiedergegebene Schnitt ist einem noch älteren,

am Ende der oben gekennzeichneten Periode stehenden Embryo entnommen. Hier ist nun sowohl der Prozeß des Hohlwerdens der Gehirnanlage, wie auch die Abschnürung der letzteren vom Ektoderm vollständig abgelaufen, und wir finden in Bezug auf diese beiden Punkte Verhältnisse vor, die sich von den oben geschilderten Befunden bei Selachier- und Vogelembryonen im wesentlichen nicht unterscheiden. Bereits hat nun auch schon die Einschnürung des Halses der Augenblase begonnen, die jedoch in einem solchen, annähernd rechtwinklig zur Gehirnachse geführten Querschnitt nur am dorsalen Umfang eine merkliche Veränderung herbeigeführt hat, während die ventrale, auf dem Kopfmesoblast ruhende Wand ziemlich kontinuierlich in die Vorderhirnwand übergeht.

Die Kopffalte des Ektoderms ist nunmehr so weit in die Tiefe gedrungen, daß der Vorderkopf ganz von Ektoderm umfaßt ist, die beiden Blätter der Falte haben sich aber noch nicht gelöst, und der Zugang in den Spaltraum zwischen ihnen ist noch durch die „Deckschicht“ abgeschlossen. Infolgedessen ist der Vorderkopf, obschon von Ektoderm umschlossen, doch nicht frei, sondern auf dem Blastoderm angewachsen, was den Vergleich mit Schnitten wie in Fig. 160 und 161 erschwert, weil bei Säugetier- und Vogelembryonen der Vorderkopf frei vorragt. Denken wir uns jedoch in dem Forellenembryo die Kopffalte aus ihrer Verwachsung gelöst, dann finden wir übereinstimmende Verhältnisse und können gerade hier mit besonderer Deutlichkeit konstatieren, daß die Augenblase der dorsalen Längszone (Flügelplatte, His) des Gehirnrohres angehört. Bei Säuger-, Selachier- und Vogelembryonen ist dieser Nachweis für die Sehgruben bei offener

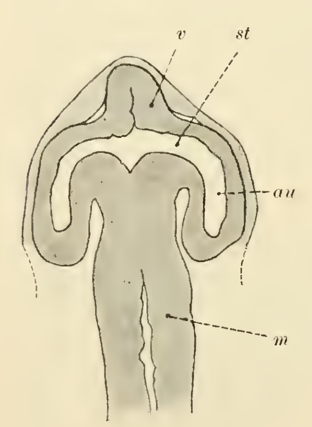


Fig. 179. Horizontalschnitt durch den Kopfteil eines Embryo von Trutta fario aus dem nach Kopsch mit VIII zu bezeichnenden Stadium. Nach Goette (1878). Vergr. ungef. 120:1. *au* Augenblase. *m* Mittelhirn. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn.

Medullarplatte ebenfalls leicht, nach Schluß des Medullarrohres aber, d. h. für die Augen b l a s e n wird, wie oben (p. 163) besprochen, durch die rasch zunehmende Achsenkrümmung des Vorderhirnes die Orientierung erschwert.

In dem Maße nun, wie die Augenblasen sich vom Vorderhirn abschnüren und zugleich mit diesem weiterwachsen, nehmen sie immer mehr eine kaudalwärts gekrümmte Form an, der Stiel sitzt am rostralen Ende und rückt mit dem entsprechend gerichteten Wachstum des Hirnrohres allmählich immer weiter rostralwärts vor. Hiervon können nur Horizontalschnitte eine Anschauung geben, wie ein solcher in Fig. 179 abgebildet ist, aus dem gleichen Stadium wie Fig. 178 V. Ein Vergleich mit der Dorsalansicht des in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, Fig. 10h dargestellten Embryo dient zur Erläuterung. Die Augenblasen reichen kaudalwärts bis auf die Grenze zwischen Vorder- und Mittelhirn oder sogar ein wenig auf letzteres. Die Insertion der Augenblasenstiele wird rostralwärts überragt von einem schnabelförmig

vortretenden Teil des Vorderhirndaches, an dessen Spitze ungefähr der Ort des Neuroporus zu suchen wäre. Noch ist die Dicke der proximalen und der distalen Wand der Augenblase annähernd gleich; im weiteren Wachstum überwiegt die distale (Retinalblatt) ganz bedeutend, wie zu ersehen aus einem, der Fig. 179 entsprechend orientierten Schnitt von einem etwas älteren Forellenembryo, den HOFFMANN (A. L. III[4], 1884, Taf. IV, Fig. 7) bei stärkerer Vergrößerung abbildet. Hier besteht die proximale Wand aus einfachem Cylinderepithel, die distale dagegen aus 4—5 Zellenlagen; außerdem läßt diese Figur auch Deck- und Grundschicht der Epidermis unterscheiden und zeigt, daß die gewölbte Außenfläche der distalen Augenblasenwand in inniger Berührung mit der Epidermis steht, und daß mesodermales Gewebe sich nur an der proximalen Wand findet.

Ganoiden.

Hier beschränken sich unsere Kenntnisse über die Augenentwickelung für jetzt noch auf die Untersuchung an Lepidosteus osseus von BALFOUR und W. N. PARKER (A. L. III[5], 1882), welche gezeigt haben, daß zwischen dieser Form und den Teleosteern hier wie überhaupt und besonders in der Entwickelung des Centralnervensystems eine weitgehende Uebereinstimmung besteht.

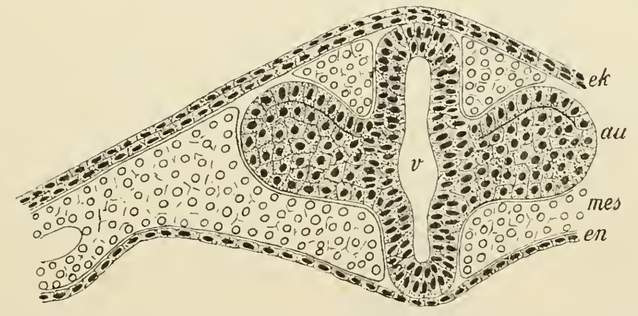


Fig. 180. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 6 Tage alten Embryo von Lepidosteus osseus. Nach BALFOUR und PARKER (1882). Vergr. ungef. 120:1. *au* Augenknospe. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm. *mes* Mesoderm. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Bei Lepidosteusembryonen vom 5. Tag nach der Befruchtung, also aus dem Stadium, welches in dies. Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 28, Fig. 8c abgebildet ist, werden die Augenblasen als Vorwölbungen zur Seite des Vorderhirns äußerlich erkennbar. Schnitte durch solche Embryonen lehren, daß auf diesem Entwickelungsstadium der bis dahin solide Medullarstrang beginnt, sein Lumen zu gewinnen durch Auseinanderweichen der Zellen in der Medianebene, und zwar nimmt diese Spaltbildung im Bereich des Gehirns ihren Anfang. Ein Querschnitt durch die Vorderhirngegend zeigt die Augenknospen als flache seitliche Auswüchse, in welche das eben sich bildende Ventrikellumen ein wenig eindringt.

Embryonen vom 6. Tag (Fig. 8d) lassen eine auffallend starke Verbreiterung des Kopfes erkennen, die zum Teil wohl bedingt ist durch das beträchtliche Vorragen der Augenblasen. Der in Fig. 180 wiedergegebene Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo dieses

Alters zeigt den Ventrikel des Vorderhirns ausgebildet als medianen Spaltraum mit glatter Begrenzung; ungefähr von der Mitte der Seitenwand sieht man die Anlage der Augenblase abgehen, merkwürdigerweise aber noch als soliden Auswuchs, trotzdem er bereits durch einen eingeschnürten Hals als kugeliger, gestielter Körper von der Hirnwand sich absetzt. Die Beweiskraft dieses Präparates ist zweifelhaft. Balfour und Parker selbst äußern Bedenken, ob dasselbe (ihr einziger Schnitt dieses Stadiums, der die Augenblase enthielt) ein richtiges Bild gebe, und halten für wahrscheinlich, daß die Augenblasenhöhle wohl bereits vorhanden, aber nicht sichtbar war, weil der Schnitt die Wandung gestreift hatte. Für diese Auffassung spricht auch das Bild (Fig. 180) durch die der dorsalen Wand entlang erkennbare ventrikulare Oberflächenkontur. Auffallend ist in dem Präparat nebenbei auch die bedeutende Ausbreitung des mesodermalen Gewebes, welches die Augenblasen fast allseitig umgiebt und nur am dorso-lateralen Umfang einen kleinen Bezirk frei läßt, wo die Augenblase mit der Epidermis in unmittelbarer Berührung stehen kann.

Bei Embryonen vom 7. Tag sind die Augenblasen hohle Ausbuchtungen des Vorderhirns, die sich lateral erweitern und mit ihrer lateralwärts gewölbten distalen Wand an der Epidermis anliegen; die Grundschicht der letzteren erscheint in dem entsprechenden Gebiet ganz wenig verdickt als erste Andeutung der Linsenbildung.

Am 8. Tag schickt sich die Augenblase zur Umgestaltung in den Augenbecher an. Fig. 181 giebt einen Querschnitt des Kopfes aus diesem Stadium; der Stiel ist deutlich abgesetzt; die Augenblase, obschon noch ziemlich geräumig, zeigt doch eine Knickung ihrer Wandung und dadurch bedingte Abgrenzung einer proximalen und einer distalen Wand; die letztere, das spätere Retinalblatt, ist im Vergleich zur proxi-

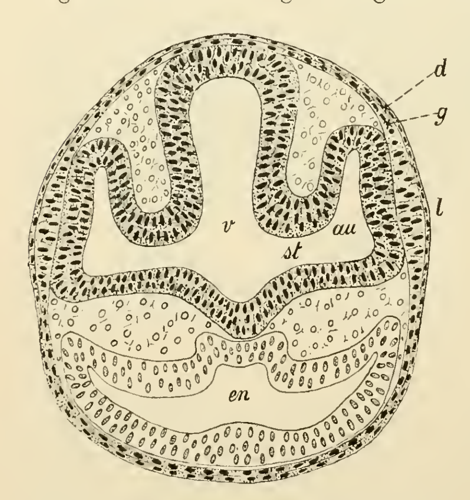


Fig. 181. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 8-tägigen Embryo von Lepidosteus osseus. Nach Balfour und Parker (1882). Vergr. ungef. 100:1. *au* Augenblase. *d* Deckschicht des Ektoderms. *en* Vorderdarm. *g* Grundschicht des Ektoderms. *l* Linsenplatte. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn.

malen, dem späteren Pigmentblatt, etwas mächtiger und bereits ein wenig eingezogen, so daß die Sehepithelfläche sich flach-konvex in den Sehventrikel hinein vorwölbt; die Außenfläche der distalen Wand liegt der Epidermis an, welche in diesem Berührungsgebiet eine der Berührungsfläche innig angeschmiegte, schon recht beträchtliche Anschwellung besitzt; diese Verdickung, die erste Anlage einer Linsenplatte, betrifft nur die „Grundschicht“ der Epidermis, da bei Ganoiden wie bei Teleosteern eine „Deckschicht“, an den Proliferationsvorgängen des Ektoderms unbeteiligt, als schützende Hülle die freie Oberfläche des Embryo überzieht.

Amphibien.

Wir haben oben die Sehgruben der offenen Medullarplatte bei Embryonen gewisser Amphibien besprochen und gezeigt, wie diese nach Schluß des Medullarrohres sich weiter vertiefen und zu Augenblasen werden. Die Ausgestaltung dieser letzteren vollzieht sich sehr ähnlich den Befunden bei Selachiern; die Abweichungen sind dreierlei Art, bedingt durch 1) die beträchtlichere relative Dicke der Medullarwand, 2) die frühere Ausbreitung des Mittelblattgewebes, 3) die spätere Abhebung des Vorderkopfes.

Am eingehendsten sind die Vorgänge behandelt von KESSLER (1871, 1877) für Triton und von GOETTE (A. L. III[7], 1875) für Bombinator. Bei der erwähnten Uebereinstimmung mit der oben ausführlicher vorgeführten Selachierentwickelung können wir uns hier auf die Untersuchung einer kurzen Entwickelungsperiode beschränken, die charakterisiert wird durch die Abbildung in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 73, Fig. 23c, einen Unkenembryo, bei dem die Bildung des Schwanzteiles vor kurzem begonnen hat.

Schon früher, unmittelbar nach Schluß, hat das Gehirnrohr in dem sich ventralwärts umbiegenden Teil des Vorderhirns seine größte Breite. In diesem Teil schnürt sich die Seitenwand als rundliche Vorragung dadurch ab, daß „die anfangs breite Basis der Vorragung von oben, vorn und hinten sich zusammenzieht oder, genauer ausgedrückt, von der sich ausdehnenden Hirnwand gegen die basale Seite des Hirnes zusammengeschoben wird. In dem Maße, wie dieser Vorgang fortschreitet, verwandelt sich jene Basis zu einem hohlen Stiele,

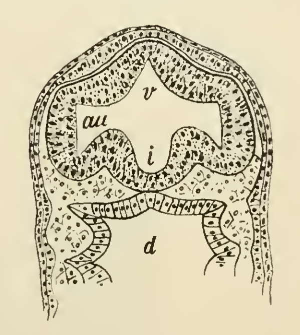


Fig. 182. Frontalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bombinator igneus nach Beginn der Schwanzbildung. Nach GOETTE (1875). *au* Augenblase. *d* Vorderdarm. *i* Infundibularregion. *v* Vorderhirn.

der späteren Anlage des Sehnerven, welcher am Rande der anatomischen Hirnbasis die Augenblase mit ihrem Mutterboden, dem Zwischenhirn, in Verbindung erhält.“ Während dieser Abschnürung erfolgt auch, wesentlich durch Zellenverschiebungen, ein Dünnerwerden der medialen und Dickerwerden der lateralen Wand. Anfangs wird die verdickte Außenwand mit ihrer konvexen Außenfläche an die Epidermis gedrückt, während sie nach innen den Sehventrikel auffallend eben begrenzt (vgl. Fig. 182 mit dem Selachierembryo in Fig. 173!); später plattet sich die Außenfläche an der Epidermis nicht nur ab, sondern erscheint in der Mitte, wo sie am dicksten ist, nach innen eingedrückt, so daß ihre vorgewölte Innenfläche der ihr gegenüberliegenden medialen Wand der Augenblase allmählich genähert und dadurch der dazwischen gelegene Sehventrikel zu einem mehr spaltartigen Raume eingeengt wird. Damit beginnt die Entstehung des Augenbechers, welche wir weiter unten verfolgen werden.

Mammalia.

Die bemerkenswerte Thatsache, daß im embryonalen Auftreten des Sehorgans gerade die höchstentwickelte Wirbeltierklasse den primi-

tiven Zustand am besten bewahrt hat, wurde oben in dem Abschnitt über die Sehgrube der offenen Medullarplatte bereits gewürdigt. Durch den Schluß des Gehirnrohres werden die Sehgruben zu Augenblasen, wie bei Selachiern und Sauropsiden, so auch bei Säugetierembryonen, und da bei letzteren, wie oben gezeigt, die Vorderhirnplatte relativ lange offen bleibt, so sind beim Schluß derselben die Augenblasen bereits relativ umfangreiche Gebilde.

Die konisch verjüngte Gestalt (Fig. 159, 160), welche die Sehgruben auf der Höhe ihrer Entwickelung haben, ist nach Schluß des Gehirnrohres auch in der Form der Augenblasen noch zu erkennen, denn diese gehen aus der Seitenwand des Vorderhirns mit so breiter Basis hervor (Fig. 185), daß es schwer ist, eine bestimmte Grenze zwischen beiden zu ziehen, und die Bezeichnung Infundibula ocularia, welche Cirincione (1892) für diesen frühen Zustand der Augenblasen gebraucht, durchaus zutreffend erscheint.

Eine Besonderheit bieten die Säugetierembryonen dar im Verhalten des mesodermalen Gewebes, indem dieses zwischen Augenblase und Ektoderm zeitweilig eindringt, später aber, wenn die Einstülpung der Linsenblase beginnt, aus dem Spaltraum sich wieder zurückzieht.

Bei allen bisher besprochenen Wirbeltierembryonen fanden wir die distale Wand der Augenblase mit ihrer konvexen Wölbung dem Ektoderm unmittelbar anliegend und stellten fest (z. B. Fig. 177), daß

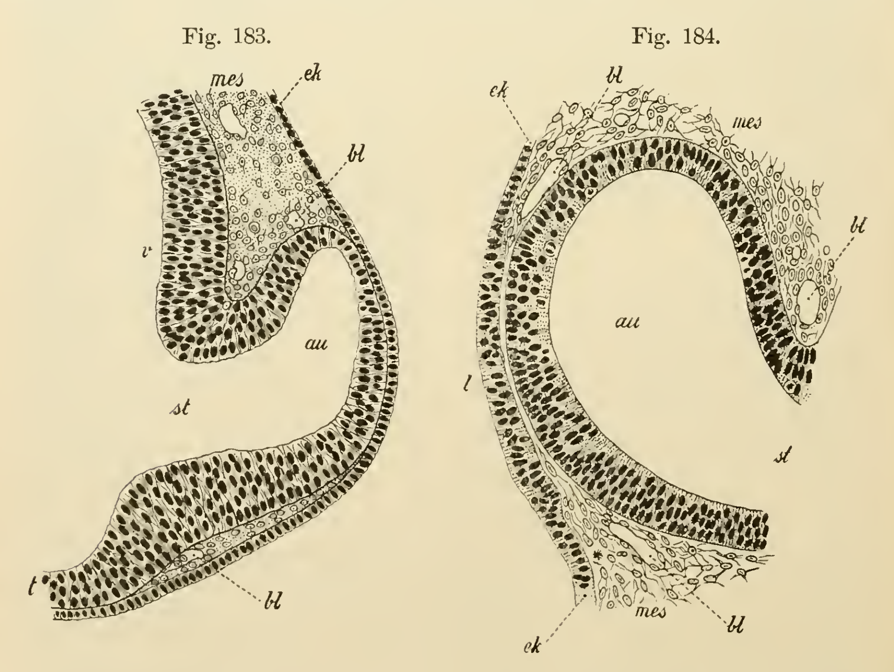


Fig. 183. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Canis fam. Nach Kessler (1877). Vergr. ungef. 120 : 1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase. *t* Lamina terminalis. *v* Vorderhirn.

Fig. 184. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Lepus cuniculus, etwa 10 Tage alt. Nach Rabl (1900). Vergr. 200 : 1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *l* Linsenplatte. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase.

in dem Gebiet dieses Kontaktes einerseits das Ektoderm zur Linsenplatte anschwillt, andererseits die Augenblase zur Bildung des Retinalblattes sich verdickt und einsenkt, ohne daß zwischen beiden eine Spur von mesodermalem Gewebe weder bleibend noch vorübergehend aufgetreten wäre. Anders bei Säugetierembryonen.

Wie wir oben (p. 157) besprachen, steht die Wand der Sehgrube, und ebenso, nach Schluß des Gehirnrohres, der Augenblase zunächst nur in einem ventral-kaudalen Sektor ihres Umfanges mit Kopfmesoderm in Berührung (Fig. 160), sowohl der lateral gewendete Grund, wie auch die rostrale und dorsale Wand liegen dem Ektoderm in inniger Berührung an. Mit der sich rasch vermehrenden Achsenkrümmung des Hirnrohres wendet sich nun aber die ventrale Fläche immer mehr kaudal-, schließlich sogar kaudal-dorsalwärts, und der ursprünglich kaudale Umfang wird zum dorsalen oder gar zum dorsorostralen. Hierdurch wird das Kopfmesoderm im dorsalen Umfang der

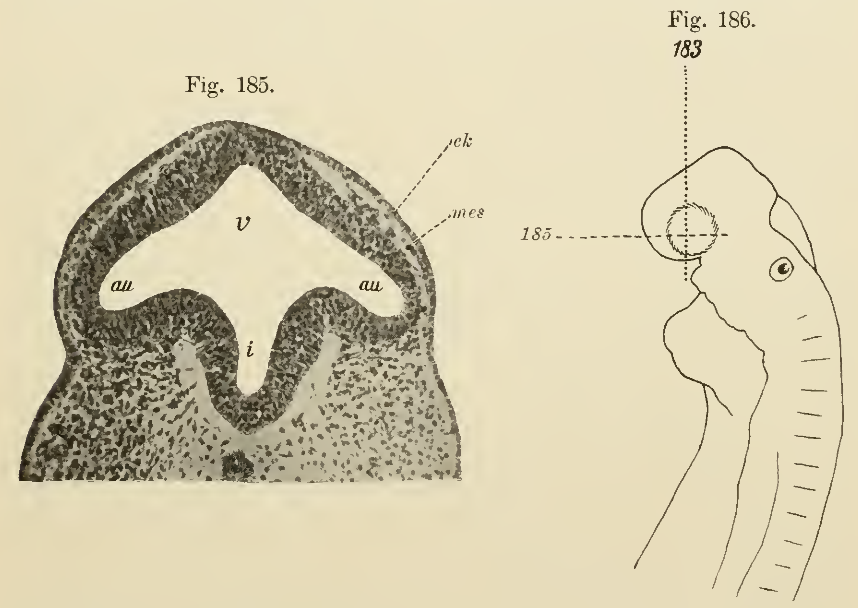


Fig. 185. Querschnitt eines Embryo von Canis fam. von 4,8 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. *au* Augenblase. *ek* Ektoderm. *i* Infundibularregion. *mes* mesodermales Gewebe. *v* Vorderhirn.

Fig. 186. Linksseitige Profilansicht eines Embryo von Canis fam. von 4,8 mm Körperlänge. Vergr. 20 : 1. Die unterbrochenen Linien geben eine Vorstellung von der ungefähren Lage der Schnitte Fig. 183 und 185.

Augenblasen bis zum rostralen Kopfende vorgeschoben und fließt hier mit dem Mittelblattgewebe der basalen Region zusammen; nur die laterale Oberfläche bleibt vorläufig noch frei und stellt somit den gleichen Kontaktbezirk von Augenblase und Ektoderm dar, den wir bei den übrigen Wirbeltierklassen gefunden haben.

Dieser Kontakt nun erhält sich hier bei Säugerembryonen nur ganz kurze Zeit; einzelne eindringende Mesenchymzellen trennen die beiden Epithellagen, und sobald dies geschehen, breitet sich ein mesodermales Zwischengewebe in dem Spaltraum aus, so daß die Augenblase nun allseitig von Mesenchym umgeben ist.

Wie rasch diese Umwachsung vor sich geht, ergiebt sich aus den Abbildungen Fig. 183 und 185, von 2 Hundeembryonen, die ungefähr dem gleichen Entwickelungsstadium vor Eintritt der Nackenkrümmung angehören, der erstere gleichaltrig, der andere nur wenig älter als der von Bischoff (A. L. III[10], 1845) unter Fig. 37 A—D abgebildete. Die beiden Schnitte sind ungefähr rechtwinklig zu einander orientiert, ihre Lage ist in der Skizze Fig. 186 angedeutet.

Während nun hier in dem jüngeren Embryo (Fig. 183) die distale Wölbung der Augenblase dem Ektoderm noch so unmittelbar anliegt, daß die Grenzkonturen beider zu einer Linie verschmelzen, zeigt der nur wenig ältere (Fig. 185) eine relativ mächtige Lage Mesenchym zwischen beiden, welche dorsal- wie basalwärts in der Schnittserie sich kontinuierlich erweist und somit eine geschlossene Mesenchymhülle der Augenblase darstellt.

Hinsichtlich des allgemeinen Entwickelungszustandes, bei welchem diese Einschiebung von Mesoderm zwischen Augenblase und Ektoderm erfolgt, scheint bei verschiedenen Säugetierordnungen eine gewisse, wenn auch nur annähernde Uebereinstimmung zu bestehen.

Ein Hundeembryo, dem die Figg. 185 und 186 entsprechen, zeigt 13—14 Urwirbel, sowie vertiefte, aber noch weit offene Gehörgruben.

Bei Kaninchen fand Rabl (1900), daß bei Embryonen von 13 Urwirbeln Mesodermzellen in den Spaltraum zwischen Augenblasen und Ektoderm sich einzudrängen beginnen.

Nach Keibel (A. L. II, 1897), der die betreffende Frage bei Schweinsembryonen mit großer Sorgfalt verfolgt hat, besteht hier von der Bildung der Augenblasen an, d. h. von Stadien mit 10 Urwirbeln beginnend, bis zu Stadien mit 15—16 Urwirbeln der volle unmittelbare Kontakt, nur ausnahmsweise zeigt sich der Beginn der Mesodermeindrängung schon mit 13 oder 14 Urwirbeln; die Gehörgruben aller dieser Embryonen waren angelegt, aber noch ziemlich flach. Bei Embryonen mit 17 und mehr Urwirbeln findet sich regelmäßig eine Mesodermlage, bis sie bei Embryonen mit 30 Urwirbeln wieder spärlicher wird, und mit 32—34 Urwirbeln ganz verschwindet. Um diese Zeit also, wo die Bildung der Linsenplatte und die Umgestaltung der Augenblase einsetzt, hat sich der von Mesoderm freie Kontaktbezirk zwischen den beiden Gebilden bereits mehr oder weniger vollständig wiederhergestellt.

Ziehen wir diese letzte Erscheinung, auf die im nächsten Abschnitt eingehender zurückzukommen sein wird, hier vorläufig mit in Betracht und überblicken das geschilderte Verhalten des Mesoderms bei Säugetieren, so stellt sich, im Hinblick auf das bei allen übrigen Wirbeltierklassen kontinuierliche Bestehen des primitiven Kontaktes zwischen Augenblasen und Ektoderm, jenes Auftreten der mesodermalen Zwischenschicht als eine temporäre Unterbrechung dar, durch welche diese einheitliche Periode in die des ersten oder primären und des zweiten, sekundären Kontaktes getrennt wird.

Daß in der Berührung der Augenblase mit dem Ektoderm ein morphogenetisches Moment von fundamentaler Bedeutung vorliegt, darüber kann nach allen Erfahrungen der vergleichenden wie der experimentellen Entwickelungslehre (vergl. Spemann 1901) kein Zweifel sein. Wir können daher ein Ereignis, wie die geschilderte Invasion von seiten des Mesoderms, durch welche der Bestand jenes wichtigen Kontaktes gefährdet wird, nur als eine

sekundär erworbene, cänogenetische Störung des primitiven Entwickelungsganges auffassen. Ueber das Motiv, das diese Entwickelungsstörung bewirkt, hat H. Virchow (1901, p. 772) die sehr einleuchtende Vermutung geäußert, daß die bei Säugetierembryonen, und nur bei diesen, sich vollziehende Entstehung einer gefäßhaltigen Linsenkapsel sich hier gewissermaßen zum voraus meldet. Zur Ernährung des sich demnächst zur Linsenbildung anschickenden Ektodermbezirkes — so würde man sich etwa vorzustellen haben — drängt sich das gefäßführende Mesenchym vor der Zeit heran; sein blinder Eifer aber wird zur Gefahr, denn: würde das Ektoderm zu früh der Kontaktwirkung mit der Augenblase entzogen, dann würde ihm möglicherweise der zureichende Impuls zur Linsenbildung mangeln. Die Hinausdrängung der mesodermalen Elemente würde also zur conditio sine qua non für die normale Entwickelung eines Wirbeltierauges im Säugerembryo, und sie erfolgt denn auch, sobald es ernstlich Zeit wird. Daß die eine oder andere Mesenchymzelle im Spalt zurückbleibt, scheint die Wirkung des Kontaktreizes nicht zu beeinträchtigen und ist andererseits vielleicht von Nutzen, da an diese zurückgelassenen Einzelposten sich später wieder Zellenreihen vom umgebenden Mesoderm her anschließen können zu erneuter Invasion. Denn wie Fig. 209 anschaulich vorführt, drängen, sobald die Linsengrube sich merklich vertieft, auch schon wieder Mesenchymzellen, von der basalen Seite eintretend, um sie her; und nunmehr erreichen sie ihren Zweck, der wachsenden Linse ernährende Blutgefäße zuzuführen.

Das Auftreten und Wiederverschwinden einer mesodermalen Zwischenschicht in der Augenanlage der Säugetiere ist die Veranlassung wiederholter Kontroverse geworden über die Frage, ob eine solche Zwischenschicht vorhanden sei oder nicht. Daß Meinungsverschiedenheiten hierüber, die sich aus der Differenz der Befunde bei verschiedenaltrigen Embryonen objektiv erklären, zu lebhaften Diskussionen geführt haben, wird verständlich durch die für die Linsenkapsel- und Glaskörperbildung im einen oder anderen Sinne aus ihnen gezogenen Konsequenzen.

Remak (A. L. III [9], 1855, p. 91) hatte, in erster Linie fürs Hühnchen, und hier uneingeschränkt zutreffend, implicite aber auch für Kaninchenembryonen ausgesprochen: „Oberhalb und unterhalb der nach außen gewendeten Augenblasen ist das obere Keimblatt durch die dicken Kopfplatten (Mesoderm) von dem Hirnrohre getrennt; allein gerade der Außenfläche der Augenblase liegt es so dicht auf, daß hier die Kopfplatten unterbrochen zu sein scheinen."

Dieser Darstellung sprach Kölliker (A. L. II, 1861, p. 297) ihre allgemeine Giltigkeit ab, indem er darauf hinwies, daß nur Säugetierembryonen eine gefäßhaltige Linsenkapsel besitzen und deshalb Beobachtungen an Vogelembryonen für die Säugetiere und den Menschen nicht maßgebend sein könnten; obgleich er die Mitablösung einer Cutisschicht bei der Linsenbildung noch nicht beobachtet habe, so glaube er doch diesen Vorgang voraussetzen zu dürfen auf Grund der Beobachtung, „daß die eben erst gebildete Linse des 4 Wochen alten Embryo schon eine besondere äußere Kapsel in Gestalt eines hellen, dicken, aus Zellen gebildeten Häutchens besitzt".

Kessler (1871, p. 11) bekämpft Kölliker's Schlußfolgerung auf Grund von 2 Stadien vom Hund, in denen die Abschnürung der Linse sich eben einleitet, bezw. etwas weiter vorgeschritten ist, und einem Stadium vom Schaf, in dem das Ektoderm sich eben verdickt hat. Da

er in diesen 3 Embryonen das Ektoderm den Augenblasen unmittelbar anliegend fand, tritt er für die Giltigkeit der Remak'schen Darstellung auch für Säugetierembryonen mit Nachdruck ein.

Er fand aber unter den zunächst nachfolgenden Bearbeitern der Frage keine Anhänger. Sernoff (1872, p. 194) und Lieberkühn (1872, p. 313) behaupteten nicht nur für Säugetiere, sondern gar auch für Vogelembryonen nach Beginn der Einstülpung der Linse das Vorhandensein einer Bindegewebsschicht zwischen letzterer und der Augenblase, die zugleich mit ihr eingestülpt werde, und W. Müller (1874, p. XXX) ging sogar noch weiter und betonte die Anwesenheit jener Schicht beim Hühnchen auch schon vor der Linsenbildung; Arnold (1874, p. 5. 24) schilderte nur für Säugerembryonen, für diese aber um so ausführlicher und nachdrücklicher, eine relativ mächtige Zwischenschicht, die in allen Stadien (Rind 6—15 mm) zwischen Linsenektoderm und Augenblase zu finden sei; v. Mihalkovics (1875, p. 381) endlich bestätigte für Säugetierembryonen (Kaninchen) ausdrücklich die Angaben Sernoff's, Lieberkühn's und Arnold's gegen Kessler.

Dieser hatte also alle Ursache, in seinem ausführlichen Werke [1]) (Kessler, 1877, p. 46—64) die Frage von neuem und eingehender zu erörtern. Er giebt von seinen durch gute Fixierung ausgezeichneten Präparaten nicht minder musterhafte Abbildungen und erhebt dadurch die Abwesenheit der mesodermalen Zwischenschicht über allen Zweifel für Vogelembryonen ohne Einschränkung, für Säugetierembryonen wenigstens für die Stadien, die ihm vorgelegen hatten.

Auch Kölliker (A. L. II, 1879, p. 654) kam ausführlicher auf die Frage zurück, und da nun die von ihm untersuchten Säugerembryonen mit derselben zweifellosen Klarheit die Anwesenheit der Zwischenschicht beweisen, wie die von Kessler abgebildeten die Abwesenheit darthun, so war damit der unlösbare Konflikt gegeben, der bis in die neueste Zeit bestehen blieb. Erst durch Keibel (A. L. II, 1897) ist die Sachlage aufgeklärt worden dadurch, daß er, wie oben dargelegt, die Frage bei einer Form durch alle Stadien systematisch durchverfolgte und so die temporäre Einschiebung des Mesoderms in den vorher und nachher mesodermfreien Kontaktbezirk nachwies. Im Zeitpunkt sowohl wie in der Dauer dieser Einschiebung scheinen bei verschiedenen Ordnungen und Arten nicht nur, sondern sogar Individuen, nicht unbeträchtliche Variationen vorzukommen, woraus sich erklärt, wie es möglich war, daß sogar bei den gleichen Species die Befunde verschiedener Beobachter differierten.

Inzwischen ist nun eine gewisse Unsicherheit neuerdings wieder in die Frage hereingekommen durch die Publikationen Cirincione's (1897, 1898). Dieser Forscher gelangt ebenfalls zu dem Resultat, daß die mesodermale Zwischenschicht bei Säugetieren zeitweise vorhanden ist und zeitweise fehlt. Er geht aber von der irrtümlichen Vorstellung aus, als ob ihre Anwesenheit der primitive Zustand wäre und erst durch das Andrängen der Augenblase das zwischenliegende Mesoderm verdrängt und der Ektodermkontakt hergestellt würde. Er kennt also nur den zweiten, sekundären Kontakt, und dadurch, daß seine Darstellung diesen von den Befunden des ersten, primären Kontaktes nicht scharf sondert, wird die Verständlichkeit der in manchen Beziehungen anregenden Auseinandersetzungen beeinträchtigt.

---

1) Kessler citiert in seinem Hauptwerk auch einen 1875 in der Dorpater Naturforschergesellschaft von ihm gehaltenen Vortrag „Ueber Entwickelung des Auges". Derselbe ist jedoch in dem veröffentlichten „Sitz.-Ber. der naturforsch. Ges. zu Dorpat" (Bd. IV, 1875—77) nicht enthalten.

Mensch.

Die Gestalt der Augenblase menschlicher Embryonen ist mit besonderer Sorgfalt von His (1889) untersucht und in seinen ausgezeichneten Modellen embryonaler Gehirne (Friedr. Ziegler, Serie XXII) dargestellt worden. Er knüpft an seine Schilderung der Augenblasenbildung beim Hühnchen an (A. L. III[9], 1868, p. 104, 132), in der er eine Ableitung der Form aus Zugwirkungen bei der Achsenkrümmung des Hirnrohres gegeben hatte. Es ist an dieser Stelle nicht unsere Aufgabe, die ursächlichen Momente des Zustandekommens dieser Krümmung und ihrer Folgen zu erörtern; die thatsächlichen Erscheinungen derselben haben wir oben in der Schilderung der Augenblasenbildung des Hühnchens und weiter auch bei Selachierembryonen in Betracht gezogen, und gezeigt, daß, wie alle Produkte der dorsalen Zone des Hirnrohres, so auch die Augenblasen eine Rotation

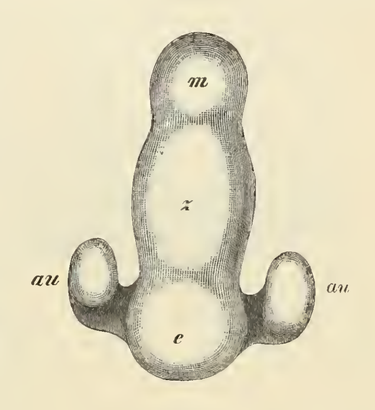


Fig. 187. Dorsalansicht des Gehirns eines menschlichen Embryo der 3. Woche. Nach His (1889). Vergr. ca. 50 : 1. *au* Augenblase. *e* Endhirn. *m* Mittelhirn. *z* Zwischenhirn.

um eine in der Basis des Vorderhirns gelegene imanginäre Achse ausführen. Für die Augenblasen wird diese Wachstumsbewegung in besonderem Maße formbestimmend, weil der distale Pol derselben, durch den Ektodermkontakt festgehalten, der vor- und abwärts gerichteten Verschiebung ihres Wurzelgebietes nicht in gleichem Grade folgt. Dadurch kommt die eigentümlich geschwungene, dorsal- und kaudalwärts gebogene Form zu stande, wie sie durch die Dorsalansicht Fig. 187 veranschaulicht wird. Das Vorderhirn zeigt sich hier bereits deutlich in Zwischenhirn und Endhirn gegliedert. Die Augenblase ist von oben und von hinten her durch einen tiefen Einschnitt abgesetzt, vorn dagegen (im Bilde unten) nur durch eine seichte Einbiegung vom Endhirn geschieden; dabei ist allerdings zu bemerken, daß die Beziehung zu letzterem in dem Bilde näher erscheint, als sie wirklich ist, weil der Hemisphärenteil sich dorsal über den basalen Teil des Zwischenhirns hinüberwölbt und denselben infolge der Hirnkrümmung in der Dorsalansicht ganz verdeckt.

An dem Wurzelteil der Augenblase unterscheidet His den rostralen Rand als „Basilarleiste", den kaudalen als „Seitenleiste", welch' letztere dorsalwärts mit der „oberen Wurzelleiste" zusammenhänge. An der Basalfläche des Vorderhirns zwischen Basilar- und Seitenleiste finde sich frühzeitig eine seichte Grube, die „Augenblasengrube", welche, schräg von unten her auf die Augenblase übergreifend in kontinuierlicher Weiterentwickelung zur Höhlung des Augenbechers werde. Der untere Zugang der Grube nämlich verenge sich durch Aneinanderrücken der Basilar- und Seitenleiste zu einer schmalen Spalte, die in eine am Augenblasenstiel auslaufende Furche sich fortsetzt.

Diese von His gegebene Schilderung ist in allen Punkten zutreffend. Nur den Zusammenhang der Basilarleiste mit dem Trichterfortsatz des Zwischenhirns, den His wiederholt betont, kann ich nicht

bestätigen. Ich finde bei menschlichen, wie bei anderen Wirbeltierembryonen den rostralen, stärker vortretenden Rand des Augenblasenstieles (His' Basilarleiste) in wesentlich ventral-medialer Richtung in den Vorderhirnboden, die Lamina terminalis im weiteren Sinne, auslaufen. Indem hier die Leiste der einen sich kontinuierlich in die

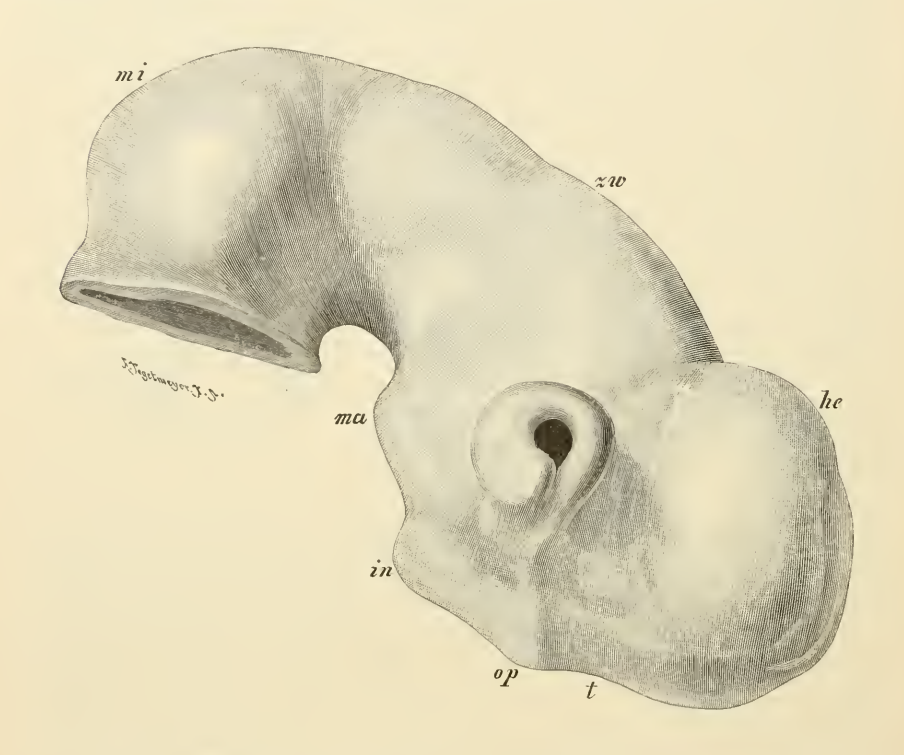


Fig. 188. Mittel- und Vorderhirn eines menschlichen Embryo von Ende der 4. Woche, Ansicht von rechts und unten. Mit Benutzung des Modells von His und Ziegler, Serie XXII, No. 1. Vergr. ca. 37 : 1. *he* Hemisphärenblase. *in* Trichter. *ma* Proc. mamillaris. *mi* Mittelhirn. *op* Torus opticus. *t* Lamina terminalis. *zw* Zwischenhirn.

der anderen Seite fortsetzt, kommt ein querer Wulst zu stande (Fig. 188 *op*), den man Augenstielwulst, Torus opticus, des Vorderhirnbodens nennen könnte. Derselbe ist für die Orientierung nicht unwichtig. Zunächst ist er der äußere Ausdruck einer transversalen Furche, die an der Innenwand des Vorderhirnrohres aus der einen Augenblasenhöhle in die andere quer hinüberleitet, auf dem Medianschnitt den allbekannten Recessus opticus darstellend. Später entsteht in dessen kaudaler Wandung das Chiasma opticum. Die Lage dieses für die Auffassung des Baues des embryonalen Gehirns so wichtigen Punktes ist daher in dem geschilderten Torus opticus schon sehr frühzeitig erkennbar.

III. Das embryonale Auge (Oculus embryonalis).
„Sekundäre Augenblase" der Autoren.

Ich habe oben (p. 158) bereits auseinandergesetzt, warum ich die Bezeichnung „sekundäre Augenblase" für eine unzweckmäßige und ihre Beseitigung für geboten halte. Das blasenartige Gebilde, welches durch die Vereinigung der invertierten Augenblase mit der Linsenblase zu stande kommt[1]) und in dessen Hohlraum der Glaskörper entsteht, zeigt sofort nach seiner Anlage alle morphologisch entscheidenden Kennzeichen des Wirbeltierauges und muß deshalb auch als ein solches bezeichnet werden. Die Unterschiede gegenüber dem ausgebildeten Vertebratenauge sind prinzipiell keine anderen als die, welche jedes embryonale Organ darbietet, und finden, wie mir scheint, ihren treffenden Ausdruck durch die Bezeichnung „das embryonale Auge".

Dieses ist bereits in seinem Entstehen ein kompliziertes Gebilde, und dementsprechend wird auch die Schilderung der an ihm sich abspielenden Entwickelungsvorgänge keine einfache Aufgabe sein. Denn die genannten Bestandteile, welche sich zu seinem Aufbau vereinigen, sind, wenn auch nicht ganz unabhängig voneinander, so doch in ihrer Art selbständige Organanlagen und müssen zunächst jede für sich in ihrer Entwickelung verfolgt werden. Nämlich:

A. **die Linsenblase** (Vesicula lentis) mit a) distaler Wand, die zum Linsenepithel wird, b) proximaler Wand, die zur Masse der Linsenfasern anwächst;

B. **der Augenbecher** (Cupula optica s. Vesicula optica inversa), an welchem zu unterscheiden:

a) Augenbecherhöhle (Antrum cupulae), welche allmählich zum Glaskörperraum des Augapfels (Cavum hyaloideum oculi) wird;

b) Retinalblatt (Lamina inversa cupulae);

c) Pigmentblatt (Lamina externa cupulae);

d) Pupillaröffnung (Os pupillare cupulae);

e) Umschlagsrand (Labrum pupillare cupulae);

f) Augenbecherspalte (Fissura cupulae), *„embryonale Augenspalte"* der Autoren, mit den Spaltenlippen (Labrum fissurale cupulae rostrale et caudale);

g) Stiel des Augenbechers (Pediculus cupulae opticae), in dem später der Sehnerv bei seiner Entstehung seinen Weg nimmt;

C. **der Glaskörper** (Corpus vitreum), mit dessen Besprechung

---

1) Einige neuere Autoren brauchen die Bezeichnung „sekundäre Augenblase" in einem engeren Sinne, nämlich für die eingestülpte Augenblase allein, also als Synonym für Augenbecher. Dieser Gebrauch findet jedoch litterarhistorisch keine Stütze, er ist ein Abusus. Denn REMAK, auf den der Terminus von allen Autoren ausdrücklich zurückgeführt wird, schreibt (1855, p. 34) klar und deutlich, daß die Augenblase sich durch Einstülpung in einen doppelwandigen Napf umwandelt, und daß dieser doppelwandige Napf, „indem er sich bei seiner Erweiterung von der Linse entfernt", wiederum zu einer offenen Blase wird. Der Hohlraum dieser „offenen" sekundären Augenblase REMAK's ist also ganz zweifellos der Raum zwischen Augenbecher und Linse, der spätere Glaskörperraum, nicht aber, wie neuere Autoren irrtümlich annehmen, der ventrikulare Spaltraum in der Augenbecherwandung. Schon der Umstand, daß dieses Mißverständnis möglich war, und daß infolge desselben über den Sinn des Terminus weitverbreitete Unklarheit besteht, macht die Beseitigung desselben dringend wünschenswert.

auch die Schilderungen der Entwickelung der Augengefäße, sowie der beim Schluß der Becherspalte auftretenden Bildungen zu verbinden sind.

A. Entwickelung der Linse.

Von der merkwürdigen Thatsache, daß die Linse des Hühnchens aus einem von der Oberhaut her in die Augenanlage sich einstülpenden Säckchen entsteht, dessen Zugangsöffnung an der Oberfläche des Embryo in der ersten Hälfte des 3. Bebrütungstages längere Zeit offen und wie ein Ductus excretorius für eine feine Sonde durchgängig bleibt — von dieser den Entdecker begreiflicherweise in hohem Grade überraschenden Thatsache hat Huschke (1832, p. 17) Kenntnis gegeben. Nach Huschke's Vorstellung sollte jedoch, worauf schon Kessler (1877, p. 7) und Rabl (1898, II, p. 319) aufmerksam gemacht haben, durch jene Einstülpung zunächst nur die Linsenkapsel gebildet werden, die Substanz der Linse dagegen erst innerhalb derselben als „Absonderung" entstehen. Diese irrtümliche Vorstellung erklärt sich vollauf aus den Anschauungen der präcellulären Epoche, in der Huschke, als er die Entdeckung machte, stand, denn erst 7 Jahre später wurden durch Shhwann (A. L. I, 1839, p. 102) die Linsenfasern und deren Entstehung aus Zellen nachgewiesen. Die prinzipielle Bedeutung, ja, man kann wohl sagen, der Glanz der Huschke'schen Entdeckung werden durch die vom Entdecker an sie geknüpften hinfälligen Betrachtungen ja auch nicht verdunkelt, es ist aber doch von Wichtigkeit, zu betonen, daß richtige Vorstellungen über die Vorgänge der Linsenentwickelung erst beträchtlich später gewonnen worden sind.

Zwar hatte schon C. Vogt (A. L. III[4], 1842, p. 77), indem er die Entdeckung Huschke's nachdrücklich bestätigte[1]), erwähnt, daß die Linsenblase, anfangs aus einer einfachen Zellenlage bestehend, nach der Abschnürung rasch zu einer soliden Kugel aus großen durchsichtigen epidermoidalen Zellen wird, und desgleichen war auch die Erkennung der „Kernzone" in der wachsenden Linse, auf welche bereits eine Bemerkung Bischoff's (A. L. II, 1842, p. 226) hinzielte und die durch H. Meyer (1851) klargestellt wurde, ein Schritt vorwärts. Aber erst Remak (A. L. III[9], 1855, p. 34. 91) gab eine zutreffende Schilderung des Gestaltungsprozesses, wies nach, daß die distale Wand des Linsenbläschens das Epithel, die proximale Wand die Linsenfasern liefert, und zeigte, wie die vom Rande her erfolgende Faserbildung die Entstehung der Meyer'schen „Kernzone" bedingt.

Die zahlreichen nachfolgenden Untersucher haben die Remak'schen Angaben im großen und ganzen bestätigt und im einzelnen weiter ausgeführt, in besonders erfolgreicher Weise Kessler (1877) und C. Rabl (1898, 1899, 1900).

Unsere gegenwärtigen Anschauungen über die Entwickelung der Linse ruhen ganz wesentlich auf den zuletzt genannten Arbeiten von Rabl, welche in überaus fruchtbarer Vereinigung von entwickelungsgeschichtlicher und anatomisch-physiologischer Forschung unsere Kenntnisse nach Breite und Tiefe beträchtlich ausgedehnt haben. Rabl

1) Diese Bestätigung war, da sie sich auf einen Knochenfisch bezog, allerdings insofern irrtümlich, als die Zugangsöffnung des Linsensäckchens hier während des ganzen Entwickelungsvorganges durch die oberflächliche Zellenlage des Ektoderms, die sog. „Deckschicht", verschlossen bleibt. Dies dünne Häutchen war von C. Vogt, da er an unversehrten, frischen Embryonen untersuchte, infolge der Transparenz desselben, nicht gesehen, im übrigen der Prozeß aber richtig beobachtet worden.

studierte die Entwickelung der Linse bei Selachiern, Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren.

Wie oben bei der Besprechung der Augenblase, so will ich auch hier die **Sauropsiden** voranstellen, nicht sowohl weil an Vogelembryonen zuerst und am häufigsten beobachtet worden ist, sondern hauptsächlich deshalb, weil gerade bei Sauropsiden, Reptilien sowohl wie Vögeln, die Vorgänge der Linsenentwickelung besonders klar liegen. An ihnen können wir die allgemein zu grunde liegenden Züge unschwer erkennen und vorführen, und es wird auch weiterhin durch den Vergleich mit ihnen leichter sein, die Besonderheiten der anderen Klassen richtig aufzufassen.

Reptilien.

Fig. 189 demonstriert die Linsenentwickelung bei der Eidechse an übereinstimmend orientierten Schnitten verschiedener Stadien.

Die erste Andeutung einer Linsenplatte als eine ebene, von der Umgebung nicht scharf abgegrenzte Verdickung des Ektoderms über der distalen Wölbung der Augenblase hat Rabl bei einem Em-

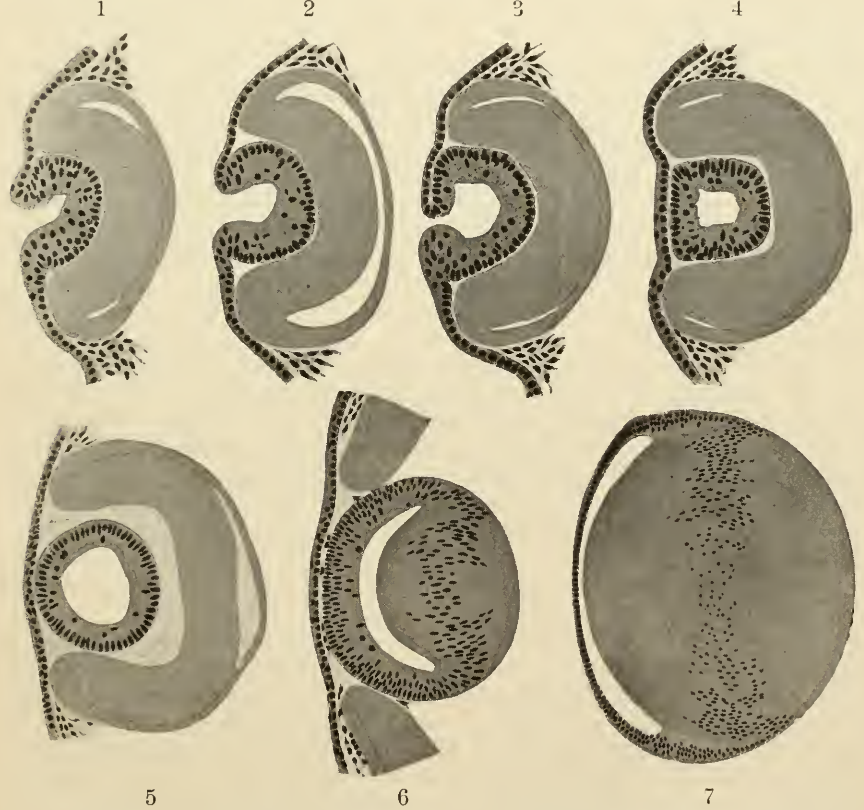


Fig. 189. Linsenentwickelung von Lacerta agilis. Nach Rabl. No. 1—6 Vergr. 145 : 1, No. 7 Vergr. 90 : 1. Entwickelungsgrad der Embryonen: No. 1 24 Urwirbel; No. 2 27 Urwirbel; No 3 28 Urwirbel; No. 4 29 Urwirbel; No. 5 33 Urwirbel; No. 6 48 Urwirbel, Körperlänge (im Bogen gemessen) 7—8 mm; No. 7 Körperlänge (im Bogen) 22 mm.

bryo mit 15 Urwirbeln gesehen, welcher bereits eine mäßig tiefe Riechgrube und eine sehr tiefe, aber noch weit offene Gehörgrube besaß.

Die Einsenkung der Linsenplatte zur Bildung der Linsengrube beginnt wahrscheinlich bei Embryonen, deren Urwirbelzahl gegen 20 beträgt, wie ein solcher in diesem Handbuch, Bd. I, Abt. 2, p. 84, Fig. 30e abgebildet ist.

Bei einem Embryo mit 23 Urwirbeln fand Rabl schon eine ziemlich tiefe Linsengrube, und im Stadium von 24 Urwirbeln bot diese das Bild von No. 1 in Fig. 189. Die Grube ist ein wenig dorsalwärts gerichtet; ihre Wand ist im Vergleich mit dem umgebenden Ektoderm sehr mächtig, doch ist aus der basalen Lage der ruhenden Kerne und aus dem Umstand, daß die dem Lumen genäherten Kerne mitotisch verändert sind, zu schließen, daß das Epithel trotz seiner Höhe doch einschichtig ist. Und so bleibt es auch; im ganzen Verlauf der Entwickelung besteht die Wand des Linsenbläschens aus einfachem Cylinderepithel.

Bei einem Embryo mit 27 Urwirbeln (Fig. 189, No. 2) erscheint das Säckchen größer und weiter, dabei immer noch ein wenig dorsalwärts gerichtet; die Ränder nähern sich einander, so daß sich die Wand des Säckchens in einen spitzen Winkel zu dem Ektoderm der Umgebung stellt.

Bei Embryonen mit 28 Urwirbeln (Fig. 189, No. 3) legen sich die Ränder völlig aneinander, das Säckchen schließt sich; und sofort, schon bei Embryonen mit 29 Urwirbeln (Fig. 189, No. 4) löst sich das geschlossene Linsenbläschen vom Ektoderm ab. Auch das Gehörbläschen ist in diesem Stadium schon vom Ektoderm getrennt.

Zunächst bewahrt das abgeschnürte Linsenbläschen die eckige Gestalt von No. 4 mit ausgedehnter Berührungsfläche am geschlossenen Ektoderm, bei Embryonen mit 33 Urwirbeln dagegen war das Bläschen kugelig geworden und bot im Schnitt das Bild von No. 5; das Lumen hat sich merklich vergrößert, die Wand dagegen ist eher dünner als dicker geworden.

Bald darauf nun beginnen die Zellen der proximalen (dem Augenbecher zugekehrten) Wand des Linsenbläschens sich zu verlängern, was zur Folge hat, daß schon im Stadium von 40 und noch deutlicher im Stadium von 47—48 Urwirbeln, d. h. bei Embryonen, wie der in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 84, Fig. 30g abgebildete, die proximale Wand ein in das Lumen des Bläschens vorspringendes Polster bildet, wie der in Fig. 189, No. 6 abgebildete Schnitt es zeigt. Das Lumen wird dadurch mehr und mehr verengt, so daß es im Schnitt die abgebildete mondsichelförmige Gestalt annimmt.

Die distale Wand ist ein hohes Cylinderepithel mit auffallend dicht gedrängten Zellen; auch jetzt noch finden sich in dieser Wand sehr zahlreiche, der Lumenoberfläche des Epithels genäherte Mitosen. Die proximale Wand besteht aus den zu Fasern ausgewachsenen, konzentrisch übereinander gelagerten Epithelzellen; Mitosen kommen in dieser Linsenfaserwand von jetzt ab nicht mehr vor. Es sind zweierlei Gruppen von Linsenfasern zu unterscheiden: 1) die Centralfasern mit teilweise rundlichen, schwach tingierbaren Kernen, diese Fasern sind alle ungefähr gleich lang und bilden eine rundlich-spindelförmige Binnenmasse der Linse; 2) peripherische Faserlagen mit länglichen, stark tingierbaren Kernen, diese Fasern sind nicht gleich lang, sie

stoßen mit ihren basalen Enden in einer an der proximalen Oberfläche der Linse gelegenen Nahtfurche wechselseitig aufeinander, nach der Peripherie zu werden sie kürzer und schließen sich ein wenig hinter dem Aequator der Linse, ohne deutliche Grenze an das Cylinderepithel der distalen Wand an.

Dieser Bau der Linsenfaserwand ist an Schnitten von älteren Embryonen noch deutlicher zu unterscheiden. Fig. 189, No. 7 giebt bei schwächerer Vergrößerung den Durchschnitt der Linse eines Embryo von 22 mm Körperlänge (im Bogen über den Rücken gemessen) und zeigt einen beträchtlich vorgeschrittenen Entwickelungszustand, indem die Linsenfaserwand nunmehr deutlich zur eigentlichen Masse der Linse geworden ist. Die Centralfasern bilden eine rundliche Binnenmasse, sie enthalten zwar noch durchweg Kerne, dieselben sind aber in Rückbildung begriffene, schwach tingierbare kleine Kügelchen; die peripherischen Fasern dagegen zeigen wohlerhaltene, nach dem Rande zu immer kräftigere, langgestreckte Kerne, welche in einem gewissen Abstand hinter dem Aequator an die Kernreihe des Epithels der distalen Bläschenwand anschließen.

Das Epithel der distalen Linsenblasenwand nun zeigt hier eine Besonderheit, die Anlage eines epithelialen Organes, das keine allgemeine Bedeutung besitzt, sondern nur den Sauropsiden, diesen aber mit Ausnahme der Ophidier allgemein zukommt, nämlich des höchst wahrscheinlich der Accommodation dienenden „Ringwulstes“ oder der „Radiärfasern“ (Leuckart 1876, p. 260). Das Querschnittsbild in No. 7 zeigt, daß das Linsenepithel in solchen älteren Reptilienembryonen in der Mitte der Vorderfläche am dünnsten ist; gegen die Peripherie wird es allmählich dicker, und seine Zellen erreichen etwas vor dem Aequator ihre größte Höhe. Hinter dem Aequator nimmt die Höhe der Zellen wieder allmählich ab, bis sie schließlich in die Linsenfasern übergehen. Wie nun die spätere Entwickelung lehrt, stellt jene verdickte Zone des Epithels eben die Anlage des Ringwulstes dar, welcher in der gleichen Orientierung, d. h. am Rande der vorderen Hemisphäre als eine im Querschnitt halbmondförmige Verdickung auch der ausgebildeten Linse der Saurier aufgelagert ist.

Wenn wir von dieser Besonderheit absehen, so entrollt der geschilderte Entwickelungsgang der Reptilienlinse ein recht übersichtliches Bild, welches sich als erste Grundlage für die Auffassung der Linsenbildung überhaupt sehr gut eignet. Hierzu kommt noch eine weitere Bemerkung in betreff des umgebenden mesodermalen Gewebes.

Wie Fig. 189 sehr deutlich zeigt, befindet sich das Ektoderm im Gebiet der Linsenbildung in unmittelbarer Berührung mit der Oberfläche der Augenblase, welche sich gleichzeitig zum Augenbecher umgestaltet. Das Mesoderm hält sich so weit von der Linsenanlage entfernt, daß sogar die Außenfläche des Augenbechers in großer Ausdehnung noch dem Ektoderm anliegt.

Bis zur Abschnürung des Linsenbläschens, d. h. bis zu dem zwischen No. 3 und No. 4 der Abbildung gelegenen Stadium, schmiegt sich das Säckchen an die konkave Fläche des Augenbechers innig an. Von da ab entfernen sich beide allmählich voneinander, so daß sich schon bei Embryonen mit 33 Urwirbeln (No. 5) ein ziemlich beträchtlicher Abstand zwischen beiden findet, welcher jedoch noch durchaus frei von Zellen ist. Nun erst wird dies anders. Bei Embryonen mit gegen

40 und mehr Urwirbeln (No. 6) sind ziemlich zahlreiche mesodermale Zellen in dem Raum zwischen Linse und Augenbecher anzutreffen, und einzelne auch zwischen Linse und Ektoderm.

Vögel.

Wie zu erwarten, zeigt die Entwickelung der Linse bei Vögeln eine weitgehende Uebereinstimmung mit derjenigen bei Reptilien.

Rabl gründet die Untersuchung in erster Linie auf Entenembryonen und zieht zum Vergleich die Befunde am Hühnchen heran. Wir wollen dagegen das leichter und allgemeiner erreichbare Objekt voranstellen, was noch einen weiteren Vorteil gewährt. Die große Zahl nämlich der über die Hühnchenentwickelung vorliegenden Untersuchungen bietet Gelegenheit, von dem Umfang der individuellen Variationen in der Entwickelungshöhe und in der Koincidenz des Ausbildungsgrades verschiedener Organsysteme eine Vorstellung zu gewinnen. Es zeigt sich hierbei, daß alle Altersbestimmungen unsicher sind, sowohl die Angabe der Zahl der vorhandenen Urwirbel, welcher Rabl den Vorzug giebt, wie auch die Körperlänge oder die Entwickelungsdauer (Bebrütungszeit); zwar sind alle diese Angaben unentbehrlich, aber sie haben nur relativen Wert, d. h. sie gelten innerhalb eines mehr oder weniger großen Spielraumes.

So findet sich die erste Andeutung einer Linsenplatte als nicht abgegrenzte Verdickung des Ektoderms über der Wölbung der Augenblase (siehe oben Fig. 166 und 167) nach Rabl bei Hühnerembryonen mit 20 Urwirbeln. Das kann zutreffen. Die Tabellen von Keibel und Abraham (A. L. II, 1900) zeigen aber, daß sich der gleiche Befund auch vorfinden kann bei 18, bei 19 und bei 21 Urwirbeln; dabei kann die Körperlänge (größter Durchmesser) zwischen 4 und 6 mm und die Bebrütungszeit zwischen 42 und 50 Stunden variieren.

Man wird also nur sagen dürfen: der Beginn der Linsenbildung fällt beim Huhn auf Ende des 2. oder Anfang des 3. Brüttages, in eine Entwickelungsperiode, in der der ungefähre größte Durchmesser von 4 zu 6 mm, die Urwirbelzahl von 18 zu 21 variiert, und die Gehörgruben zwar schon tief, aber noch weit offen sind.

Der nächste Schritt in der Entwickelung ist nun, daß die Linsenplatte bei fortschreitender Verdickung beginnt sich einzusenken in genauem Anschluß an die zur Bildung des Augenbechers sich einstülpende distale Wand der Augenblase.

Fig. 190 zeigt dieses Stadium in einem Schnitt, dessen Lage aus dem Atlas von Duval (A. L. II, 1889, Fig. 303, Schnitt 307) vollkommen ersichtlich ist; es ist ein Querschnitt, aber infolge der Kopfkrümmung trifft er Vorder- und Mittelhirn der Länge nach und die Augenblase in ihrem dorsalen, den Stiel frei überragenden Teil. Die Linsenplatte (*l*) geht an ihrem kaudalen Rand (in der Abbildung nach oben zu) noch ohne Grenze in das umgebende Ektoderm über, am rostralen Rande dagegen (im Bild unten) ist die Abgrenzung durch einen an der basalen Fläche einspringenden stumpfen Winkel schon leise angedeutet. Der Schnitt liegt etwas oberhalb der Mitte der ganzen Linsenplatte und trifft diese in der Gegend ihrer größten Dicke von durchschnittlich 0,038 mm. Die Einsenkung der Oberfläche, hier kaum merklich, wird in den zwei dorsalwärts folgenden Schnitten der Serie entschiedener; sie ist im Präparat deutlicher, weil die Zell-

grenzen des Epithels (die im Photogramm noch erkennbar, in der Autotypie aber ganz verschwunden sind) radiär zur Einsenkung stehen. Durch die Zellgrenzen erhält man am Präparat auch die Ueberzeugung,

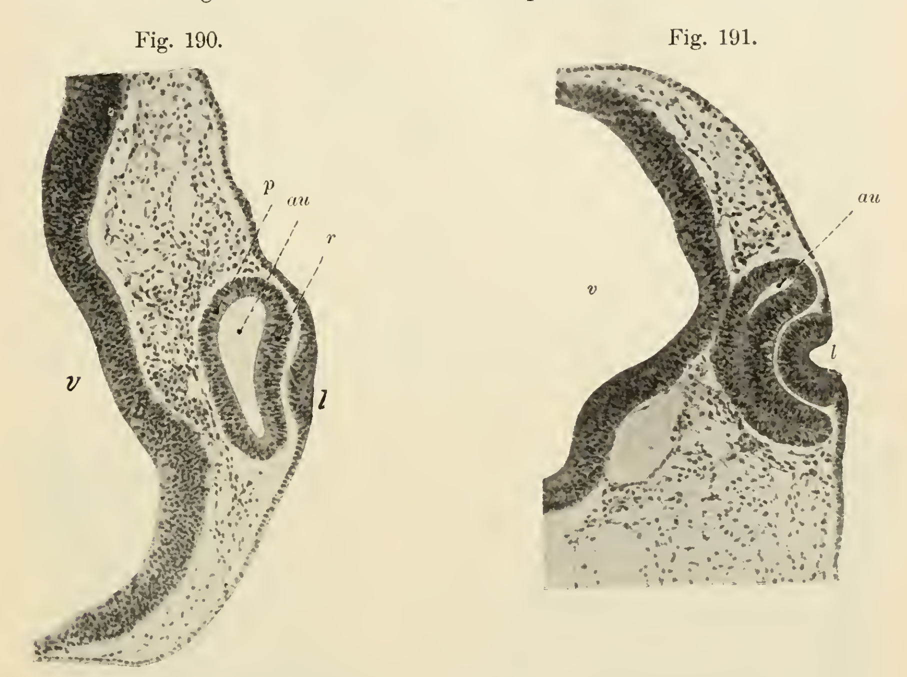


Fig. 190. Querschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages, 21 Urwirbel. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *au* Augenblase, *p* proximale Wand, *r* distale Wand derselben. *l* Linsenplatte. *v* Vorderhirn.

Fig. 191. Querschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *au* Rest des Lumens der Augenblase. *l* Linsengrube. *v* Vorderhirn.

daß das Epithel einschichtig ist; es besteht aus sehr schmalen und langen Cylinderzellen, so dicht gedrängt, daß die Kerne sich in mehreren Lagen übereinander ordnen müssen; die Kerne bleiben aber doch wesentlich in der basalen Zone, einzelne sind der freien Oberfläche genähert, diese zeigen aber die Kennzeichen mitotischer Veränderung, gehören also Zellen an, die, wie es für das einfache Cylinderepithel typisch ist, zum Zweck der Teilung emporgerückt sind. Ich kann demnach die Befunde RABL's in dieser Frage durchaus bestätigen gegenüber den Angaben früherer Autoren, welche die Linsenplatte des Hühnchens als geschichtetes Epithel beschrieben haben. Die Linsenplatte reicht, allmählich verdünnt, dorsalwärts bis in die Höhe des Gipfels der Augenblase, hier ohne deutliche Grenze in das Ektoderm der Umgebung übergehend. Die Abgrenzung ist also vorläufig nur am rostralen Rande vollzogen.

Die Entwickelung geht nun in ziemlich raschem Tempo weiter. Es folgt zunächst ein Stadium mit tief eingesenkter, aber noch weit offener Linsengrube; dasselbe findet sich bei Hühnerembryonen, bei denen der ungefähre größte Durchmesser von 5 zu

7 mm, die Urwirbelzahl von 22 zu 25 und die Bebrütungszeit von 46 zu 52 Stunden variiert, wie ein solcher in diesem Handb., Bd. 1, Abt. 2, p. 98, Fig. 37f abgebildet ist.

Fig. 191 zeigt dieses Stadium in einem Querschnitt der Augenanlage, dessen Orientierung aus Duval's Atlas, Fig. 315, Schnitt 317 ungefähr zu entnehmen ist. Die Linsenplatte, deren Epithel noch deutlicher als früher die erwähnten Kennzeichen des dichtgedrängten, aber einfachen Cylinderepithels erkennen läßt, ist weiter verdickt zu einer durchschnittlichen Dicke von 0,045 mm, sie ist an beiden Rändern deutlich abgegrenzt durch einen an der basalen Fläche scharf einspringenden Winkel. Die Einsenkung an der freien Oberfläche ist nicht ganz symmetrisch gestaltet, sondern so, daß ihre Achse eine schwache Krümmung zeigt, die Spitze der Einsenkung ein wenig dorsal- und rostralwärts (im Bilde nach oben zu) gerichtet. Die Konvexität der basalen Grenzfläche ist annähernd kugelig geformt und paßt genau in die Konkavität des Augenbechers. Zwischen beiden liegt ein Spaltraum, der wahrscheinlich durch Retraktion der Gewebe bei der Fixierung diese Weite erhalten hat; denn ungefähr in der Mitte des Raumes findet sich im Präparat ein feines Häutchen (in der Autotypie nicht erkennbar), das ganz so aussieht, als ob es der Ausguß des ursprünglichen feinen Spaltes wäre zwischen den beiden aneinander gelegenen Flächen. Dieser Spaltraum, wie überhaupt die ganze Umgebung der Linsengrube ist frei von mesodermalen Elementen, so weit, daß auch der Umschlagsrand des Augenbechers dem Ektoderm noch in breiter Ausdehnung unmittelbar anliegt.

Bei der weiteren Entwickelung des Linsensäckchens entfaltet die dorsal-rostrale Partie desselben ein stärkeres Wachstum als die ventrale, sie buchtet sich infolgedessen in der entsprechenden Richtung tiefer hinein, während gleichzeitig der rostrale und besonders der dorsale Rand abwärts drängt. Dadurch wird die vorher trichterförmig weit offene Grube zu einer Blase mit geräumigem Lumen und enger Zugangsöffnung und repräsentiert so ein sehr bestimmt charakterisiertes Stadium (Fig. 192), welches sich bei der Mehrzahl der Embryonen relativ lange erhält, bis es durch Schluß der Oeffnung sein Ende findet.

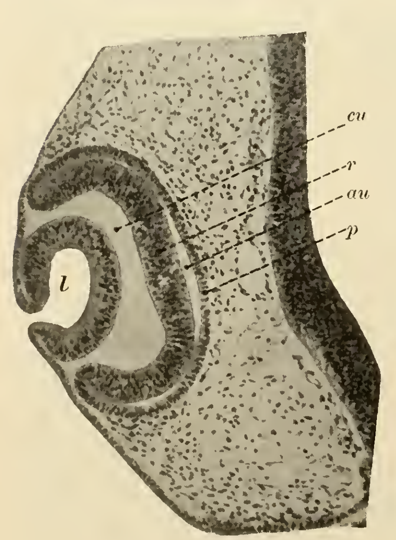


Fig. 192. Querschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo aus der Mitte des 3. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. *l* Lumen des Linsensäckchens. *cu* Augenbecherhöhle. *r* Retinalblatt. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt.

Es ist dies jenes klassische Stadium, an welchem Huschke (1832) seine berühmte Entdeckung machte, indem er unter der Lupe am unversehrten Embryo ein Haar durch die Oeffnung in das Lumen des Linsensäckchens einführte.

Dieses Stadium findet sich bei Hühnerembryonen, wie sie zwischen

den Figuren f und g (dies Handb., Bd. I, 2, p. 98) einzuordnen wären, deren größter Durchmesser von 5 zu 7 mm, deren Urwirbelzahl von 25 zu 32, und deren Bebrütungszeit gar von 48 zu 70 Stunden variiert. Nahezu im ganzen Verlauf des 3. Tages darf man also erwarten, ein Linsensäckchen mit offenem Porus anzutreffen. Schon REMAK (1855, p. 34) hat angegeben, daß das Bläschen um die 70. Stunde in der Regel abgeschnürt, die Oeffnung verschwunden sei.

Fig. 192 zeigt das Stadium an einem Schnitt, der, rechtwinklig zur Achse des Zwischenhirns geführt, Augenanlage und Oberkieferfortsatz in dorso-ventraler Richtung durchsetzt und den Linsenporus in seiner charakteristischen Lage zur Anschauung bringt, nicht in der Mitte der distalen Wand des Bläschens, sondern ventral verschoben. Die Grenze, wo distale und proximale Wand ineinander übergehen, ist noch nicht markiert, auch kann ich eine Dickendifferenz der beiden Wände, wie sie von einigen Autoren schon in diesem Stadium gefunden wurde, an den mir vorliegenden Präparaten nicht bestätigen. Beides wird deutlich mit dem Eintritt des folgenden Stadiums, d. h. mit dem Abschluß der Eingangsöffnung des Säckchens.

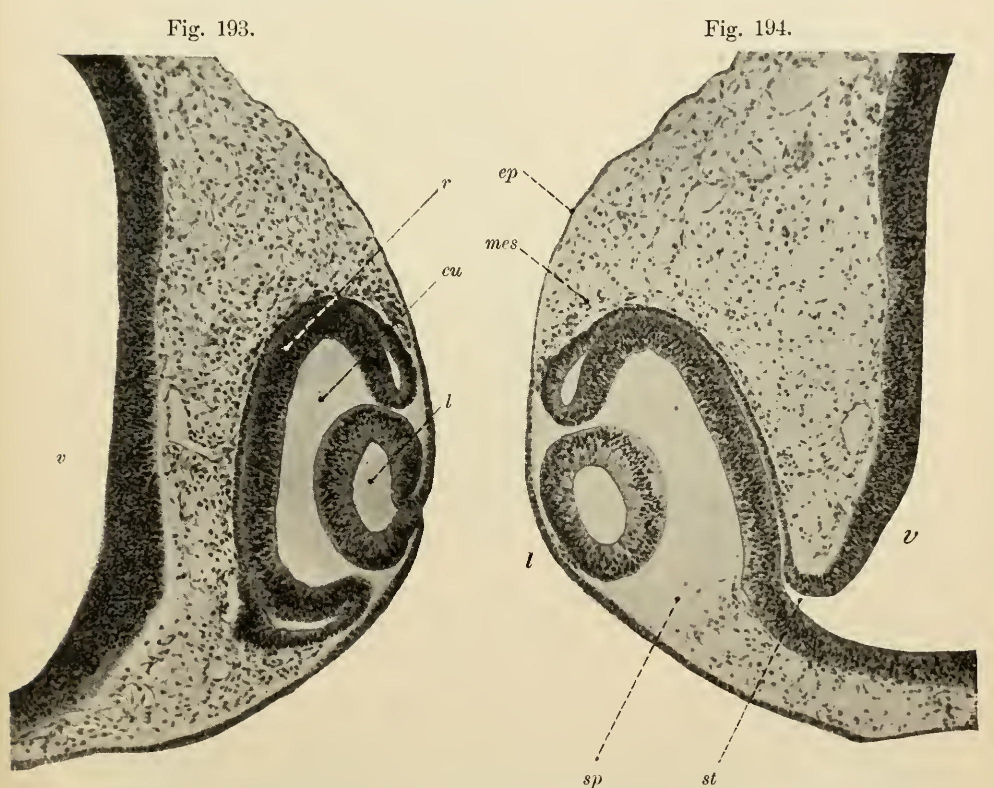


Fig. 193. Querschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 3. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *l* Lumen des Linsenbläschens. *cu* Augenbecherhöhle. *r* Retinalblatt. *v* Zwischenhirn.

Fig. 194. Durchschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100 : 1. *l* Stelle, an der die Abschnürung des Linsenbläschens erfolgt ist. *ep* Epidermis. *mes* mesodermales Gewebe. *sp* Spalte des Augenbechers. *st* Stiel des Augenbechers. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

Dies zeigt Fig. 193, ein dem vorigen entsprechend orientierter Durchschnitt der Augenanlage in dem Zustand, wo sich die Ränder des Linsenporus gerade vereinigt haben, in den vereinigten Epithellippen aber der kontinuierliche Zusammenhang des Linsenepithels mit dem Ektoderm eben noch erkennbar ist. Dieses Stadium findet sich bei Hühnerembryonen, deren Urwirbelzahl von 31 zu 34, und deren Bebrütungszeit von 62 zu 73 Stunden variiert, am häufigsten indessen ungefähr zwischen 65. und 70. Bebrütungsstunde bei Embryonen mit 33 Urwirbeln. Um dieselbe Entwickelungszeit leitet sich auch am Gehörbläschen die Abschnürung vom Ektoderm ein. Das Bild der Embryonen dieses Alters zeigt Fig. g (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98).

Ist der Schluß des Porus einmal in der in Fig. 193 wiedergegebenen Weise eingetreten, so scheint die Ablösung des geschlossenen Linsenbläschens sich sehr rasch anzuschließen. Denn ziemlich häufig sind Embryonen angetroffen worden, bei denen der diesbezügliche Befund auf den beiden Körperseiten verschieden, auf der einen Seite das Bläschen isoliert, auf der anderen der Stiel noch erhalten war.

Bemerkenswert ist dabei die zuerst von Kessler (1877, p. 8. 52) klar gewürdigte Thatsache, daß bei der Trennung eine gewisse Zahl von Zellen weder der Linse noch der Epidermis einverleibt wird, sondern unbenutzt zwischen beiden liegen bleibt (siehe Fig. 194). Das Linsenbläschen gewinnt bei der Abschnürung in der Regel rascher eine scharfe Kontur, während an der Basalfläche des Ektoderms längere Zeit eine Spur bleibt. Die zwischen beiden unbenutzt liegen bleibenden Zellen des Stieles zeigen alsbald Kennzeichen der Degeneration und gehen später spurlos zu Grunde.

Mit der Abschnürung des Linsenbläschens beginnt nun die Periode der eigentlichen Linsenbildung, d. h. der Entstehung der Masse der Linsenfasern aus der proximalen Wand des Bläschens durch ganz ähnliche Vorgänge, wie sie oben für Lacerta beschrieben wurden.

Das erste ist, daß die beiden Hälften der Bläschenwand ungleich dick werden.

In Fig. 192 ist die Wanddicke noch überall ungefähr 0,04 mm, sofort nach dem Abschluß dagegen, in Fig. 193, mißt die proximale Wand ungefähr 0,055 mm, während die distale unverändert geblieben ist, und es wird ein Umbiegungsrand, ein primitiver Aequator, erkennbar, an welchem die dickere proximale gegen die dünnere distale Wand sich absetzt.

In Fig. 194 ist die proximale Wand wiederum dicker geworden, doch hat sie ihre konkave Oberfläche gegen das Lumen vorläufig noch bewahrt, so daß dies letztere noch seinen gleichmäßig ovalen Querschnitt darbietet.

Nun erst (Fig. 195) beginnt in der proximalen Wand jene Streckung der Epithelzellen [1]), das sog. Auswachsen derselben zu Linsenfasern und damit die polsterartige Vorwölbung der proximalen Wand, durch die das Lumen mehr und mehr einen nach vorn (distalwärts) konvexen, mondsichelförmigen Querschnitt erhält. Dabei bewahrt die distale Wand anfangs noch ihre Dicke, später geht diese auch absolut zurück.

---

1) Von mehreren Autoren ist die polsterartige Verdickung der proximalen Wand schon früher, einige Male bereits bei noch offener Linsengrube angetroffen worden. Ich halte diesen Befund jedoch für eine Abweichung von der Regel.

Dieser Vorgang nimmt mehrere Bebrütungstage in Anspruch, beim Hühnchen die ganze Dauer des 4. und 5. und in der Regel wohl auch noch den größten Teil des 6. Tages, und endet damit, daß die proximale, nunmehr die Linsenfaserwand sich an die distale, die Linsenepithelwand innig anlegt, zuerst in der Mitte, dann fortschreitend auch nach der Peripherie zu, und daß das Lumen der Linsenblase dadurch nach und nach ganz verschwindet. Dabei geht neben der Umgestaltung ein kräftiges Wachstum der Linse einher, welches mehrfach das Erstaunen der Beobachter erregt hat wegen der Abwesenheit ernährenden Gewebes in der Nachbarschaft.

Fig. 195 zeigt die Linse zu Anfang der betreffenden Periode, von

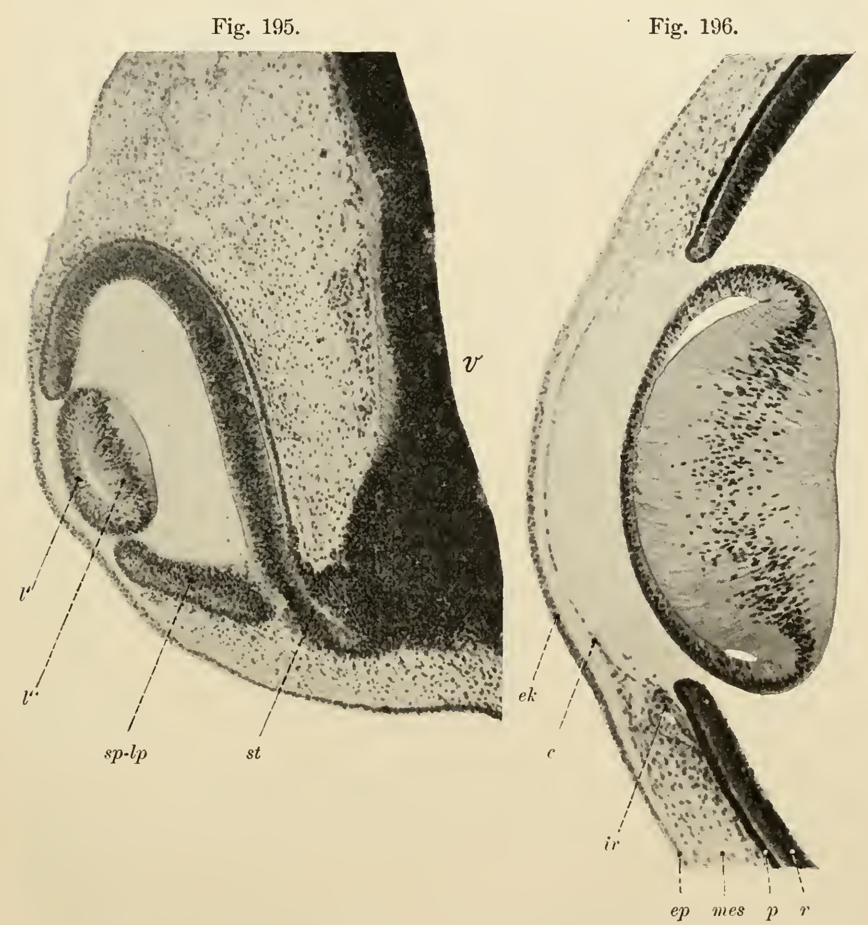


Fig. 195. Durchschnitt durch die Augenanlage eines Hühnerembryo aus dem Anfang des 4. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. *l'* distale Wand. *l''* proximale Wand der Linsenblase. *sp-lp* Lippe der Augenbecherspalte. *st* Stiel des Augenbechers. *v* Wand des Zwischenhirns.

Fig. 196. Durchschnitt der Linsengegend eines Hühnerembryo aus der zweiten Hälfte des 5. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. Die Linse ist aus ihrer natürlichen Lage proximalwärts gerückt. *ek* Ektoderm. *c* Mesoderm der Cornea. *ir* Iris. *ep* Epidermis. *mes* Bindegewebe der Bulbuswand. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt des Augenbechers.

einem Embryo mit ungefähr 40 Urwirbeln aus dem Anfang des 4. Tages, der zwischen die Abbildungen h und i (dies Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98) einzuordnen sein würde; die Linse mißt in der Aequatorialebene 0,21 mm, in der Achse 0,12 mm, die Dicke der Linsenfaserwand beträgt hier 0,08 mm, die der Epithelwand 0,03 mm, der Durchmesser des Lumens noch ungefähr 0,01 mm.

Dagegen zeigt Fig. 196 bei gleicher Vergrößerung eine Linse aus der zweiten Hälfte [des 5. Tages, von einem Embryo, wie ihn Fig. l (Bd. I, Abt. 2, p. 98) wiedergiebt; hier beträgt der Aequatorialdurchmesser 0,57 mm, die Achse 0,29 mm, das Dickenverhältnis aber der Linsenfaserwand mit 0,272 mm zu der Epithelwand mit 0,018 mm ist wie 15 : 1.

Vollständig scheint übrigens das Lumen der Linsenblase zunächst noch nicht zu verschwinden, sondern in der Peripherie bleibt ein kleiner, sehr variabler Rest bis in den 10. Bebrütungstag oder wohl auch noch länger erhalten, wobei allerdings zu bemerken, daß die Frage vorläufig unerledigt ist, inwieweit hier ein Zustand des lebenden Organs zur Beobachtung kommt, oder etwa Quellungs-, bezw. Schrumpfungsdifferenzen der beiden Wände bei der Fixierung formverändernd auf die Präparate gewirkt haben..

Es kommt hier noch weiter in Betracht, daß wie bei den meisten Reptilien, so auch bei allen Vögeln im peripherischen Teil der Linsenepithelwand der Randwulst oder Ringwulst („Radiärfasern“ der ältern Autoren) sich entwickelt. Nach Rabl ist der Beginn dieses Vorganges auf den 8. bis 9., bei der Ente, entsprechend ihrem im allgemeinen langsameren Entwickelungstempo auf den 10. bis 12. Bebrütungstag zu verlegen.

Maße der Linse in Millimetern.

Alter des Embryo	Aequatorialer Durchmesser	Achse	Dicke des Eithels am vorderen Pol	in der Mitte des Ringwulstes	an der Epithelgrenze
8 Tage	1,32	0,70	0,012	0,064	0,050
9¼ „	1,45	0,82	0,008	0,076	0,047
13⅚ „	1,92	1,15	0,008	0,086	0,042
21⅙ „	2,55	1,70	0,007	0,176	0,055

Aus der obenstehenden Tabelle der von Rabl zusammengestellten Maße ergiebt sich, neben der allmählichen Abnahme des Linsenepithels am vorderen Pol, auch der Gang der Ringwulstentwickelung an der vom 8. Tage ab rasch anwachsenden Verdickung des Epithels an der betreffenden Stelle. Die Schwankungen der Epitheldicke hinter dem Ringwulst an der Grenze des Epithels gegen die Linsenfasern haben keine Bedeutung, diese Maße sind nur hinzugefügt, um die hintere Begrenzung des Wulstes anzudeuten.

Auch im Ringwulst verlängern sich die Epithelzellen zu so schlanken Fasern, daß die dicht gedrängten Kerne nicht mehr in einer Höhe nebeneinander Platz finden; sie liegen im allgemeinen der basalen (äußeren) Seite näher als der Lumenseite. Und diese Ringwulstfasern lassen, ebenfalls wie die Linsenfasern, auch eine polare Differenzierung erkennen, jedoch umgekehrt wie jene, sie färben sich nämlich, wie Rabl hervorhebt, in ihrem basalen Teile intensiver, die Linsenfasern dagegen in ihrem, dem Lumen zugekehrten, freien Teile.

Es erübrigt nun noch, das Endergebnis der Linsenfaserbildung ins Auge zu fassen, wie es im Bau des ausgebildeten Organs zum Ausdruck kommt.

Rabl's Untersuchungen haben hier bekanntlich zwei verschieden angeordnete Bestandteile aufgedeckt: die Centralfasermasse und die Masse der Radiärlamellen, zwischen beiden eine mehr oder weniger dünne Uebergangszone. Die Centralfasermasse in der Linse des ausgewachsenen Huhnes hat im ganzen eine kugelige oder in die Linsenachse orientierte ellipsoidische Form und besteht aus unregelmäßig gestalteteten, stellenweise spindelförmig aufgetriebenen, verhältnismäßig dicken Fasern von rundlichem oder polygonalem Querschnitt wechselnder Größe; die Zellkerne sind verschwunden [1]) ohne färbbare Reste zurückgelassen zu haben, doch findet sich ungefähr in der Mitte der Fasern häufig ein heller Raum von ovaler Begrenzung, der als Spur des verschwundenen Kernes gedeutet werden darf. Nach außen schließt sich an diese Centralfasermasse ohne scharfe Grenze die Uebergangszone an: die im Centralgebiet völlig regellos nebeneinander liegenden Fasern ordnen sich da und dort zu radiär stehenden Reihen, die zunächst ziemlich unregelmäßig, schräg gestellt, verbogen, unterbrochen oder geteilt erscheinen, aber doch erkennbar sind, besonders auch daran, daß die sie zusammensetzenden Fasern mehr oder weniger deutlich den Querschnitt sechsseitiger Prismen darbieten, der je weiter nach außen desto deutlicher zum Ausdruck kommt. Wiederum ohne scharfe Grenze geht diese Uebergangszone über in die vollkommen regelmäßig angeordnete Region der von Rabl sog. Radiärlamellen, d. h. dünner Blätter, deren jedes aus einer einzigen Reihe genau aufeinander gepaßter, mit ihren breiten Flächen sich berührender Linsenfasern besteht und als genau orientierter Kugelausschnitt mit äußerst spitzem Mittelpunktswinkel von der Tiefe der Uebergangszone bis zur Oberfläche der Linsensubstanz an der Linsenkapsel reicht. Aus diesen Radiärlamellen also ist weitaus die Hauptmasse der ausgewachsenen Linse aufgebaut. Von dem Aequatorialdurchmesser von 5,69 mm, den Rabl an der Linse des Huhnes gemessen hat, entfällt nur 1,0 mm auf Central- und Uebergangsmasse; diesen winzigen Kern umgiebt die radiärblätterige Hauptmasse in einer Lage von 2,345 mm.

Ueberblicken wir nun von diesem Standpunkt der Kenntnis des fertigen Organs aus noch einmal die Entwickelung der Linse an der Hand der hier folgenden Zusammenstellung einer Reihe von Rabl mitgeteilter Maße aus verschiedenen Stadien, so ergiebt sich folgendes.

Aequatoriale Durchmesser in Millimetern.

Alter des Embryo	Linse	Centralfasern	Uebergangszone	Radiärlamellen
6 Tage	0,83	—	—	—
7 Tage	1,00 (Epithel ordnet sich zu meridionalen Reihen)	—	—	—
8 Tage	1,32	0,80	0,10	0,12
ausschlüpfend	2,55	0,80	—	0,60
erwachsen	5,69	0,80	0,10	2,345

1) Am 10. Tage, also ungefähr um die Mitte der Bebrütungsdauer haben noch alle Linsenfasern Kerne; in der Linse des ausschlüpfenden Hühnchens haben die Centralfasern ihre Kerne bereits verloren (Rabl).

1) Die Centralfasermasse ist das Produkt der primären Linsenfaserbildung während der Dauer des 4., 5. und 6. Bebrütungstages, denn zu Ende des 6. Tages besitzt die ganze Faserwand der Linse den gleichen Durchmesser wie die Centralfasermasse der ausgewachsenen Linse.

2) Während des 7. Tages ordnen sich die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen, so daß nunmehr die am Ende jeder Reihe zu Fasern auswachsenden Zellen sich zu radiären Blättern übereinander lagern müssen; während des 7. Tages also entsteht die Uebergangszone.

3) Zu Ende des 8. Tages ist bereits eine 0,12 mm mächtige Lage von Radiärlamellen vorhanden; die Bildung der radiär geordneten Hauptmasse der Linsenfasern beginnt demnach mit dem 8. Bebrütungstage und dauert unverändert fort bis zur Erreichung des ausgewachsenen Zustandes der Linse. Die Centralfasermasse sowohl wie die Uebergangszone besitzen zu Ende des 8. Bebrütungstages ihre definitive Mächtigkeit; die Veränderungen, die sich in diesen Teilen später noch vollziehen, haben die Bedeutung degenerativer Vorgänge.

Anamnier.

Wenn wir mit der geschilderten, verhältnismäßig einfach und klar sich vollziehenden Linsenbildung bei Sauropsiden die entsprechenden Vorgänge bei den anderen Wirbeltierklassen vergleichen, so treten uns, zunächst bei den Anamniern, Abweichungen entgegen, welche den Sinn zu haben scheinen, daß die Oeffnung des Linsensäckchens schon bei seiner Bildung abgeschlossen und somit, bei der freilebigen Entwickelungsweise dieser Formen (bezw. ihrer Vorfahren), das etwaige Eindringen von Schädlichkeiten durch diese Oeffnung verhindert werde. Die hierauf abzielende Modifikation ist eine verschiedene einerseits bei Selachiern, andererseits bei Teleosteern, Ganoiden und Amphibien. Wir wollen zunächst die Entwickelungsvorgänge objektiv schildern und erst im Verlauf der Schilderung Vergleiche zwischen den verschiedenen Klassen ziehen.

Selachier.

Das erste Auftreten der Linsenplatte bei Torpedo-Embryonen des Stadiums J (nach Balfour und Ziegler) als eine Verdickung des Ektoderms über der Mitte der Augenblase haben wir bereits oben, p. 171, am Schluß des Abschnittes über die Augenblase beschrieben und in Fig. 177 abgebildet.

Ganz übereinstimmend zeigt sich nach Rabl's eingehenden Beobachtungen (1898) der Beginn der Linsenbildung bei Pristiurus ebenfalls bei Embryonen von etwas über 40 Urwirbeln mit tiefen, aber noch weit offenen Gehörgruben.

Das Ektoderm ist hier zunächst auch in der Linsenplatte wie in der Umgebung ein einfaches Cylinderepithel, so daß die Verdickung lediglich durch Erhöhung der Zellen bedingt ist. Auch für Torpedo trifft dies durchaus zu, was in Fig. 197, besonders links, deutlicher zu erkennen ist als in Fig. 177.

Mit der weitergehenden Verdickung wird dies nun aber anders, das Epithel der Linsenplatte wird mehrschichtig, und damit setzt die

erwähnte Differenz bereits ein, gegenüber den Sauropsiden, wo wir von Anfang an und durch den ganzen Verlauf der Entwickelung das Epithel der Linsengrube als ein einfaches gefunden haben. Daß es bei Pristiurus mehrschichtig wird, macht sich am deutlichsten daran bemerkbar, daß die Kernteilungsfiguren nicht nur in der Oberflächenzone, wie es für einfaches Epithel kennzeichnend ist, sondern in allen Höhenlagen verstreut liegen (vergl. Fig. 198).

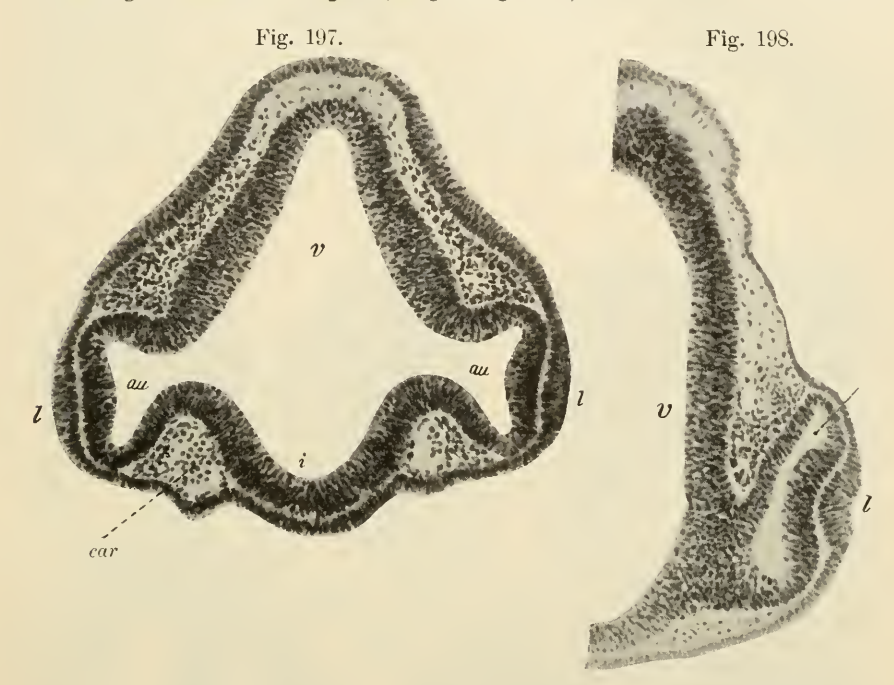


Fig. 197. Querschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 48 Urwirbeln, Körperlänge 7,5 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. Der Schnitt geht mitten durch die Augenanlage, die Schnittebene ist parallel der in Fig. 176 mit *175* bezeichneten Linie. *au* Augenblase. *car* Ast der Carotis. *i* Infundibularregion. *l* Linsenplatte. *v* Vorderhirn.

Fig. 198. Durchschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 58 Urwirbeln, Körperlänge 7,0 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. Lage des Schnittes entspricht der Linie *177* in Fig. 176. *au* Augenblase. *l* Linsenplatte mit flacher Grube. *v* Zwischenhirn.

Der Einziehung der Augenblasenwandung folgend, senkt sich die Linsenverdickung des Ektoderms ein, ohne zunächst noch eine Vertiefung an der Oberfläche merken zu lassen (Fig. 197). Bei Pristiurusembryonen mit 52 Urwirbeln aber konnte Rabl das erste Auftreten einer solchen Grube feststellen an dem Objekt, welches der No. 1 in Fig. 199 zu Grunde liegt; die lebhafte Wucherung des Epithels ist aus den fünf im Schnitt getroffenen Mitosen ersichtlich.

Und diese lebhafte Wucherung des Epithels in seiner ganzen Dicke (Fig. 199, No. 2) dürfte es ohne Zweifel sein, welche eine blasenförmige Einstülpung des Ektoderms, wie wir sie bei Sauropsiden sahen, verhindert. Daß die Tendenz zu einer derartigen Einsenkung vorhanden ist, scheint deutlich hervorzugehen aus Fig. 198, sowie ganz

besonders aus der spitz-trichterförmigen Grube in Fig. 199, No. 3. Hier ist in der peripherischen Schicht eine Lage cylindrischer Zellen erkennbar, die sich am Hals der kugeligen Masse an das einfache Epithel der Umgebung anschließt und sich in dem betreffenden Präparat auch durch 3 ihr angehörige Mitosen als eine selbständige, einfache Epithellage charakterisiert, und es macht durchaus den Eindruck, als ob die Höhlung der hierdurch angedeuteten Linsenblase durch ein Zellenkonglomerat ausgefüllt wäre, welches sich von den Rändern der Einstülpung her in den Hohlraum ergossen hätte. Zunächst hätte sich diese Zellenmasse mit jenem Cylinderepithel der peripherischen Lage innig verbunden. Während nun aber die Abschnürung erfolgt (Fig. 199, No. 4), wird ein ganz kleiner Spalt bemerkbar, der gerade über 2 Mitosen der peripherischen Lage entsteht, und es bildet sich



(Fig.-Erklärung siehe nebenstehend.)

durch ein Fortschreiten dieser Dehiscenz in der abgeschnürten Zellenmasse ein Spaltraum aus, welcher die peripherische Cylinderzellenlage im Laufe der den Abbildungen No. 5 und 6 zu Grunde liegenden Stadien in großer Ausdehnung von dem centralen Zellenkonglomerat sauber abtrennt.

Dieser Spaltraum hat zunächst (No. 5 und 6) die Form einer distalwärts konkaven, das Zellenkonglomerat umfassenden, halben Kugelschale. Wenn dann, was zwischen den Stadien No. 6 und 7 beginnt, unter fortschreitender allgemeiner Vergrößerung der Anlage die proximale Wand sich verdickt und polsterförmig in das Lumen

vorwölbt, so wird dadurch die Gestalt dieses letzteren entsprechend verändert. Und da nun während derselben Zeit die Zellen des Konglomerates sich in die Cylinderzellenreihe der distalen Hälfte allmählich einordnen (Fig. 199, No. 7 und 8, sowie Fig. 200), so kommt als Endergebnis des ganzen seltsamen Entwickelungsprozesses eine Linsenblase zu stande, wie sie in Fig. 199, No. 9 und 10, und in Fig. 201 vorliegt, die sich von der Linsenanlage entsprechender Stadien bei Sauropsiden, insbesondere beim Huhn (Fig. 196) prinzipiell gar nicht unterscheidet.

Beide Wände derselben bestehen aus einfachem Cylinderepithel. Die distale Wand befindet sich in lebhaftem Wachstum, was aus der großen Zahl der Mitosen zu schließen, welche durchweg, wie es dem einfachen Epithel eigentümlich, der Lumenoberfläche genähert liegen.

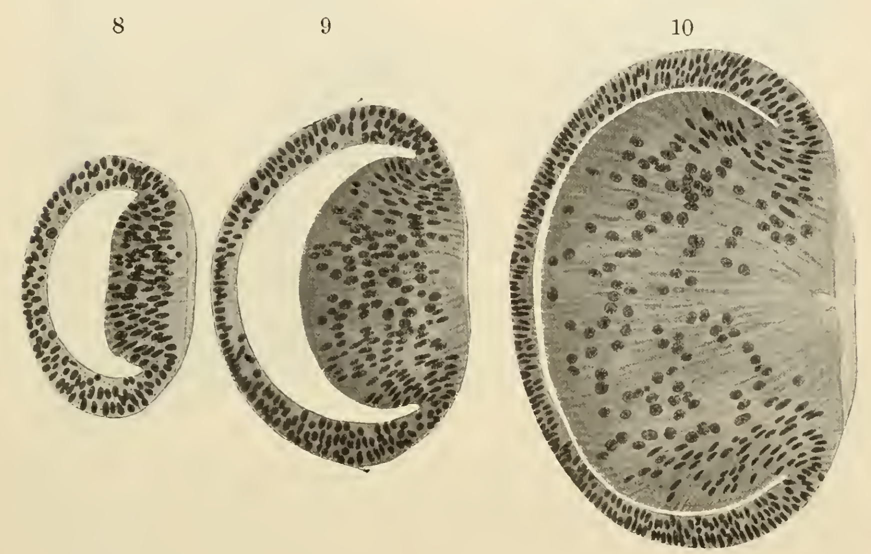


Fig. 199. Linsenentwickelung von Pristiurus melanostomus. Nach Rabl. Vergr. 145 : 1. Entwickelungsgrad der Embryonen: No. 1 52 Urwirbel; No. 2 55 Urwirbel; No. 3 63 Urwirbel; No. 4 64 Urwirbel; No. 5 68 Urwirbel; No. 6 74 Urwirbel; No. 7 87 Urwirbel; No. 8 95 Urwirbel, Körperlänge 14 bis 15 mm; No. 9 Körperlänge 17 mm; No. 10 Körperlänge 19 mm.

Die Grenze des Epithels der distalen Wand gegen die proximale oder Linsenfaser-Wand verschiebt sich nach und nach vom Aequator mehr proximalwärts, so daß die Appositionszone der Linsenfaserwand sich dem hinteren Pol nähert und die an der Epithelgrenze zu Linsenfasern auswachsenden Zellen die Möglichkeit gewinnen, mit ihren basalen Enden die früher gebildeten Fasern zu umgreifen und an der proximalen Fläche der Linse von oben und von unten her in einer horizontalen Nahtlinie einander zu begegnen. So kommt hier frühzeitig eine konzentrische Uebereinanderlagerung der Zellen, sowie eine tief einsetzende horizontale Nahtspalte zu stande, welch letzterer gegenüber dann später auf der vorderen Fläche eine vertikale Naht sich ausbildet.

Schon bei der Linse des Embryo von 17 mm (Fig. 199, No. 9), noch deutlicher bei dem von 19 mm (No. 10) sind zweierlei Fasern

zu unterscheiden, centrale mit großen, kugeligen, schwächer tingierbaren Kernen, und peripherische, welche erst kürzlich zu Fasern ausgewachsen sind, mit langgestreckten Kernen, die sich dunkler färben. Die Fasern der letzteren Art gehen ohne scharfe Grenze allmählich in solche der ersteren über; die dabei sich abspielenden Veränderungen der Kerne stellen den Beginn von Degenerationsvorgängen dar.

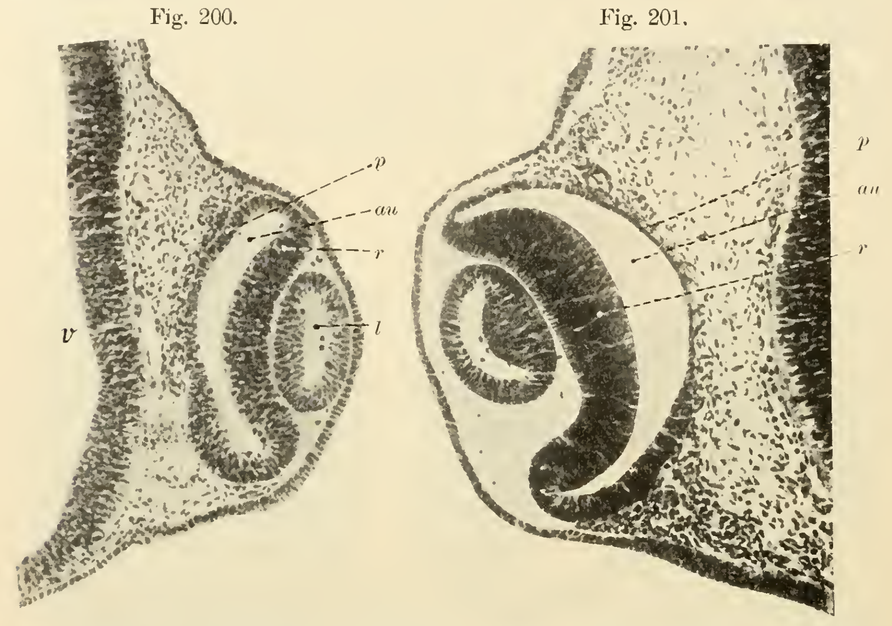


Fig. 200. Durchschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Torpedo marmorata mit 67 Urwirbeln, Körperlänge 10,3 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Augenblase. *l* Lumen der Linsenblase. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *v* Zwischenhirn.

Fig. 201. Durchschnitt der Augenanlage eines Embryo von Torpedo marmorata mit 71 Urwirbeln, Körperlänge 14,5 mm. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt.

In der gleichen Art geht das Wachstum noch längere Zeit weiter, ohne daß vorläufig die Bildung radiär geordneter Faserreihen Platz griffe. Erst bei einer Körperlänge gegen 40 mm tritt dies ein und bedingt die Sonderung der vor diesem Zeitpunkt bereits entstandenen, unregelmäßig angeordneten Masse der Central- und Uebergangsfasern, von den im weiteren Wachstum sich zu radiären Lamellen aneinanderlegenden Fasern, welche auch bei den Selachiern gerade so wie bei den Sauropsiden die Hauptmasse der Linse aufbauen.

Teleosteer und Ganoiden.

Wie wir schon erwähnten, zeigt sich die für die Anamnier charakteristische Besonderheit in der ersten Entwickelung der Linse, die Vorrichtung nämlich, daß das Linsensäckchen keinen offenen Zugang von außen erhält, bei Knochenfischen, Ganoiden und Amphibien anders

verwirklicht, als wir es oben von einem Vertreter der Selachier genauer beschrieben haben. Während dort durch einen besonderen Wachstumsvorgang die Linsengrube mit einer Zellenmasse ausgefüllt und so zu einem soliden Körper umgewandelt wird, der erst nach der Abschnürung sein Lumen wiedererhält, finden wir bei den nun zu besprechenden Klassen die oberflächliche einfache Zellenlage des Ektoderms zu einer „Deckschicht" differenziert, welche, wie den ganzen embryonalen Körper, so auch die Linsengrube überzieht. Unter dieser schützenden Hülle vollziehen sich in der „Grundschicht" formgestaltende Wachstumsvorgänge, durch die in ganz ähnlicher Weise wie bei den übrigen Klassen auch hier die Linse hervorgebracht wird.

Für **Teleosteer** ist die Linsenbildung zuerst von Schenk (1867, p. 482—484) richtig geschildert worden, nachdem C. Vogt (1842, p. 77) und Remak (1855, p. 91, Anm.) irrtümlicherweise von einer genauen Uebereinstimmung des Vorganges bei Fischen und Vögeln berichtet hatten.

Die Schenk'sche Darstellung, die sich auf die Forelle bezieht,

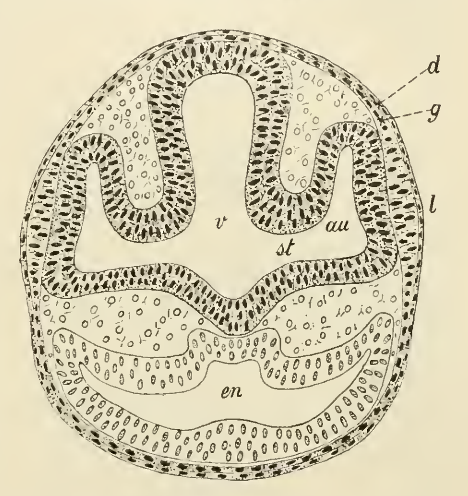


Fig. 202. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 8-tägigen Embryo von Lepidosteus osseus. Nach Balfour u. Parker (1882). Vergr. ungef. 100:1. *au* Augenblase. *d* Deckschicht, *g* Grundschicht des Ektoderms. *l* Linsenplatte. *st* Stiel der Augenblase. *v* Vorderhirn. *en* Kiemendarm.

wurde von Oellacher (A. L. III[4], 1873, p. 81) kurz bestätigt und durch C. K. Hoffmann (A. L. III[4], 1884, p. 82) weiter ausgeführt; auch Henneguy (A. L. III[4], 1888, p. 547) schließt sich den Angaben der Vorgänger durchaus an.

Die Entstehung des Linsenbläschens vollzieht sich bei Forellenembryonen in derjenigen Entwickelungsperiode, welche in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 34, Fig. 10 durch die Figg. i, k, l vorgeführt wird, d. h. bei Embryonen, deren Urwirbelzahl ungefähr von 18 auf 33 steigt.

Sie beginnt mit einer ziemlich breiten, jedoch wenig hohen, soliden Verdickung der Grundschicht des Ektoderms, an welcher die Deckschicht keinen Anteil nimmt und die der distalen, entsprechend eingezogenen Wand der Augenblase unmittelbar anliegt (Hoffmann 1884, Taf. IV, Fig. 21). In gleichem Maße, wie diese Einziehung der Augenblase sich vertieft, verdickt sich die anliegende Grundschicht immer mehr und löst sich in der Mitte der Verdickung von der Deckschicht los. So entsteht ein mit Flüssigkeit gefüllter Spaltraum zwischen Deck- und Grundschicht (Schenk 1867, Taf. I, Fig. 2). Diese Deckschicht läuft glatt über die Anlage weg. Die Grundschicht dagegen senkt sich zur Bildung eines blinddarmförmigen Säckchens ein, welches nach Gestalt und Beziehungen sich dem Linsensäckchen der Sauropsiden sehr ähnlich verhält (Hoffmann 1884, Taf. VI, Fig. 8), mit dem einzigen Unterschied, daß seine Zugangsöffnung von der Deck-

schicht wie von einer dünnen Verschlußmembran überzogen bleibt. Aus dem Umstande, daß dieses transparente Häutchen von C. Vogt und von Remak, entsprechend den ihnen zur Verfügung stehenden, beschränkteren Hilfsmitteln, nicht gesehen worden ist, erklärt es sich, daß diese hervorragenden Beobachter die Linsenbildung bei Fischembryonen als identisch mit der beim Hühnchen geschildert haben.

Die weitere Entwickelung der Forellenlinse geht dann im wesentlichen nach bekannter Art von statten, nur daß eben hier die Grundschicht sich verhält so wie bei den Sauropsiden das gesamte Ektoderm, d. h. daß sich die von der Grundschicht gebildete Linsengrube durch Vereinigung ihrer Ränder unter der Deckschicht zur Linsenblase schließt und dabei sich von dem Rest der Grundschicht abschnürt in der Weise, daß letzterer wieder samt der Deckschicht ununterbrochen über die Anlage hinwegzieht (Schenk 1867, Taf. I, Fig. 3). Wie bei den anderen Klassen verhalten sich im ferneren Verlauf der Entwickelung die beiden Wände der Linsenblase verschieden; die distale wird zu einer einfachen Lage kubischer Zellen, dem Linsenepithel, die proximale verdickt sich zunächst zu einer rundlichen Masse polyedrischer Zellen, über welche sofort vom Rande her weitere, allmählich gestrecktere Formen annehmende Zellen sich überlagern zur Bildung einer centralen Zellen- und Fasermasse (Schenk 1867, Fig. 4). Diese füllt das frühere Lumen der Linsenblase ganz aus, und es beginnt nun sofort das appositionelle Wachstum der Linse von der Epithelgrenze her, indem immer neue Generationen von Epithelzellen zu Fasern auswachsen und sich der centralen Masse konzentrisch auflagern (Schenk 1867, Fig. 5). Die Epithelgrenze rückt währenddessen mehr und mehr proximalwärts und liegt bald dem hinteren (d. h. proximalen) Linsenpol sehr nahe.

Etwas abweichend von der gegebenen Darstellung der Entwickelung bei Forellenembryonen schien bereits nach den kurzen Angaben von v. Mihalkovics (1875, p. 386) die beim Lachs (Salmo salar) zu sein; Nussbaum (1900, p. 26) schildert für die letztere Form den Vorgang ausführlicher, und zwar ähnlich, wie er oben für Pristiurus beschrieben wurde, folgendermaßen.

Die vom 18. Tage ab sich bildende Verdickung der Grundschicht, über welche die Deckschicht während des ganzen Verlaufes der Veränderungen glatt hinzieht, krümmt sich hier, ganz wie bei Forellenembryonen, als ein der eingestülpten Augenblase anliegender Wulst nach innen zu. In die Mitte aber, d. h. in den Raum, der bei Forellenembryonen das Lumen der Linsengrube darstellt, rücken hier bei Lachsembryonen Zellen ein, die von den Rändern des Wulstes hinabgleiten. „Dadurch wird der Anschein einer soliden Linsenanlage erzeugt.“ Achtet man aber auf die Lage der Mitosen, so umgeben diese in einem großen Halbkreise den centralen Zellpfropf, der am 20. Tage durch einen feinen Spalt von der proliferierenden peripherischen Zellenlage getrennt wird.

Die Aehnlichkeit dieses Vorganges mit dem oben geschilderten Bildungsmodus des Linsenbläschens bei Haifischembryonen ist sehr bemerkenswert.

Am 22. oder 23. Tage fand Nussbaum (1900, p. 26) die Linse abgeschnürt. Die Abschnürung begann am rostralen Ende; am kaudal-ventralen Rande vollzog sich die Ablösung zuletzt. Ist sie vollendet, so trennt sich der eingeschlossene Zellpfropf auch von der

distalen peripherischen Zellschicht und liegt nun frei im Lumen der Linsenblase. Die Zellen der proximalen Wand wachsen in der für Forellenembryonen oben beschriebenen Weise und bilden eine konzentrisch geschichtete kugelige Masse, die sich mehr und mehr in das Lumen vorwölbt. Der Zellpfropf liegt nun abgeplattet in dem meniskoidalen Spaltraum zwischen der distalen Wand, die zum Linsenepithel wird, und der proximalen, welche die Linsenfaserwand bildet, und wird allmählich resorbiert. Seine Degeneration beginnt am 22. Tage der Entwickelung, d. h. alsbald nach der Abschnürung des Linsenbläschens, und schon um den 30. Tag ist er völlig verschwunden. Am 35. Tage ist die Verdickung der Linsenfaserwand so weit gediehen, daß diese sich an die distale Wand anlegt; das Lumen der Linsen-

Fig. 203. Fig. 204.

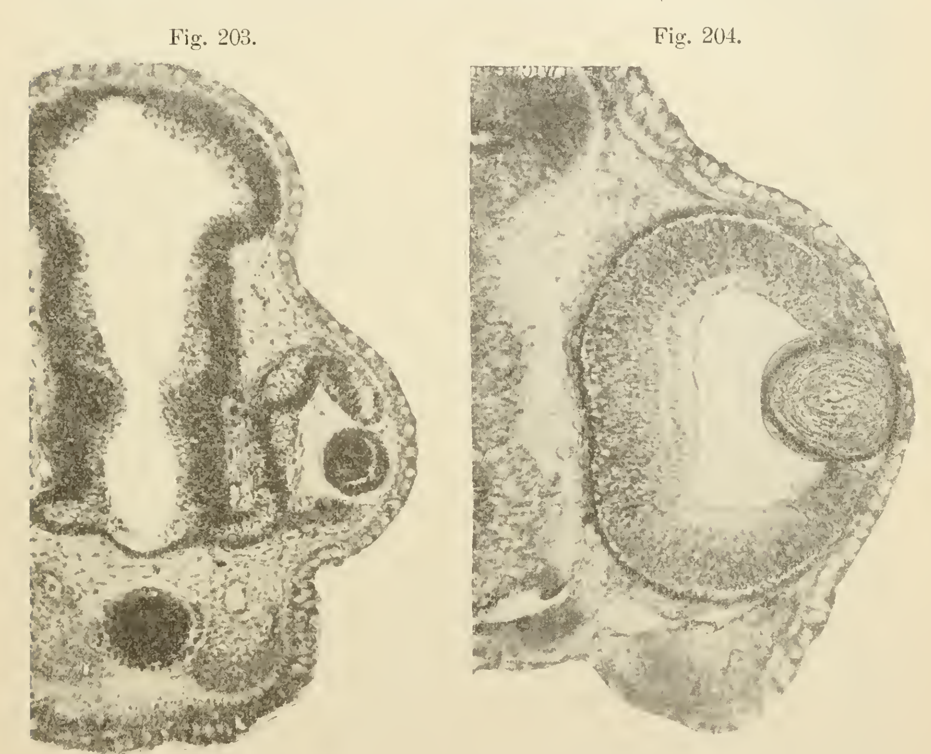


Fig. 203. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Lepidosteus osseus von 8 mm Körperlänge. Präp. von Fr. W. Müller. Vergr. 100 : 1.

Fig. 204. Querschnitt durch die Augenanlage eines Embryo von Lepidosteus osseus von 10,9 mm Körperlänge. Präp. von Fr. W. Müller. Vergr. 100 : 1.

blase ist dadurch verschwunden, und das weitere Wachstum der Linse geht in der beschriebenen Weise vor sich.

Im wesentlichen übereinstimmend mit diesen Vorgängen bei Teleosteern erscheinen die von **Ganoiden** vorliegenden Befunde, die sich allerdings fast ausschließlich auf die kurzen Bemerkungen von Balfour und Parker (A. L. III[5], 1882, p. 370) beschränken.

Fig. 202 giebt die Linsenplatte im Durchschnitt wieder von einem 8-tägigen Lepidosteusembryo (dieses Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 28,

Fig. 8e) und zeigt, daß dieselbe durch eine solide Verdickung der Grundschicht des Ektoderms gebildet wird, die Deckschicht dagegen als unbeteiligte Zellenlage gleichmäßig darüber hinwegzieht.

Ueber die sich anschließenden Vorgänge der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens besitzen wir zur Zeit keine eingehenderen Beobachtungen. Spätere Stadien der Linsenbildung sind in Figg. 203 u. 204 abgebildet. Dieselben zeigen, daß die Epithelgrenze der Linsenanlage bei Lepidosteus frühzeitig bis nahe an den proximalen Pol rückt und die Linsenfasern dementsprechend von einer tief eingreifenden proximalen Nahtlinie aus, halbkreisförmig gebogen, die relativ kleine, kugelige Centralmasse in konzentrischen Lagen umgeben. Hierin, sowie auch in dem zeitweisen Ueberwiegen der Länge der Linsenachse über den äquatorialen Durchmesser, d. h. in der zeitweise eiförmigen Gestalt der Linse tritt eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Typus der Linsenentwickelung bei den Amphibien hervor, zu deren Besprechung wir uns nun wenden.

Amphibien.

Hier stehen uns die ausgezeichneten Untersuchungen von C. Rabl (1898, p. 527) zur Seite, und diesen wollen wir in der Darstellung folgen; sie gründen sich in erster Linie auf die Entwickelung von Siredon pisciformis, die in der Abbildungsreihe der Fig. 205 und 206 dargestellt ist.

Der jüngste Axolotlembryo, bei dem Rabl eine Linsenanlage deutlich erkennen konnte (Fig. 205, No. 1), hatte ungefähr 24 Urwirbel (Embryonen der gleichen Entwickelungshöhe von Triton taeniatus besitzen erst 16 Urwirbel und haben nach Inouye 1895, p. 16 eine Körperlänge von 3 mm) und war in Bezug auf die Ausbildung der anderen Sinnesorgane weiter als der jüngste Pristiurusembryo mit Linsenplatte (siehe oben p. 198), insbesondere war das Gehörbläschen schon vollkommen abgeschnürt. Die Linsenanlage stellt sich dar als eine Platte aus Cylinderzellen der „Grundschicht" (Sinnesschicht) des Ektoderms, über welche die „Deckschicht" als eine einfache Lage sehr flacher Zellen unbeteiligt und unverändert hinwegzieht. Die Deckschicht enthält feinkörniges Pigment, während die Linsenplatte der Grundschicht von vornherein ganz frei davon ist. Sie ist noch nicht scharf abgegrenzt und nur oben merklich eingesenkt. Das mesodermale Gewebe der Umgebung reicht zwischen Ektoderm und Augenblase bereits bis an den Rand der Linsenplatte, nicht aber zwischen diese und die Augenblase.

Einem um weniges älteren Embryo ist der Schnitt No. 2 entnommen: die Linsenplatte ist erheblich dicker, am unteren Rande deutlich abgegrenzt, eine Einsenkung immer noch kaum angedeutet; ihre Zellen sind sehr hoch, kegelförmig, dicht; die Kerne sind dem basalen Zellenende genähert. Die Deckschicht ist unverändert.

In No. 3 zeigt sich ein merklicher Schritt vorwärts, indem hier die Linsenplatte der Grundschicht sich von der Deckschicht gelöst und zu einer engen kleinen Grube eingesenkt hat. Am Eingang der Grube ragt eine Zelle abwärts, aus deren Pigmentgehalt hervorgeht, daß sie der Deckschicht angehört und bei der Einstülpung der Grundschicht nur mechanisch in die Grube hineingezogen wurde.

No. 4 zeigt die Linsengrube der Grundschicht eben im Begriff, sich vom Ektoderm abzutrennen. Am oberen Rand reicht die Grund-

schicht bereits selbständig über den Grubenrand und die Einstülpungsöffnung hinweg, am unteren Rand dagegen hängt sie noch mit der Wand der Grube kontinuierlich zusammen. Die Grube umschließt eine kleine, im Schnitt birnförmige Höhle ohne zelligen Inhalt.

No 5 ist einem Axolotlembryo von ungefähr 35 Urwirbeln entnommen; bei Triton taeniatus zeigen Embryonen von 22 Urwirbeln ungefähr die gleiche Entwickelungshöhe. Die Grube ist zu einem kugelförmigen Linsenbläschen geschlossen, dieses hat sich von seinem Mutterboden vollständig abgelöst, und letzterer, die Grundschicht des Ektoderms, hat sich über ihm geschlossen, ohne eine Trennungsspur zu bewahren. Die Höhle ist unregelmäßig gestaltet, aber ohne zelligen Inhalt. Der bisher feine Spalt zwischen Linse und Augenbecher hat sich erweitert, ist aber noch ganz frei von geformten Elementen. Das mesodermale Gewebe zeigt das Bestreben, sich zwischen Linse und Ektoderm einzudrängen.

In No. 6 beginnt ein Unterschied zwischen proximaler und distaler Wand des Linsenbläschens bemerklich zu werden, indem die Zellen der proximalen Wand, besonders in ihren dem Lumen zugekehrten Teilen, verlängert erscheinen. In der Höhle finden sich bisweilen, wie auch in dem abgebildeten Präparat, freie Zellen, denen keine Bedeutung beizumessen sein dürfte; es ist unsicher, ob solche Zellen sich wieder in die Epithelwand einordnen oder zu Grunde gehen, doch ist der letztere Fall der wahrscheinlichere, auch nach dem abgebildeten Präparat, das dorsal neben den zwei wohlerhaltenen Kernen die Zerfallsprodukte (ein Chromatinkorn) eines weiteren Kernes zeigt.

Zwischen Linse und Ektoderm liegt jetzt eine einfache Reihe mesodermaler Zellen, die erste Anlage der Cornea.

Die nun folgenden Stadien, Fig. 206, demonstrieren die Bildung der Linsenfasern.

No. 7 zeigt die erste Andeutung einer Vorwölbung der proximalen Wand in das Lumen des Bläschens, und zeigt auch, wodurch diese Vorwölbung bedingt ist, nämlich dadurch, daß das Linsenepithel der distalen Wand infolge seines lebhaften Flächenwachstums sich proximalwärts über die verlängerten Zellen der proximalen Wand hinweg nach dem proximalen Linsenpole hin schiebt. Die Zellen der proximalen Wand werden dadurch von der äußeren Oberfläche ab und nach dem Lumen hin gedrängt, sie ordnen sich gleichzeitig anders, indem die peripherisch gelegenen sich krümmen und halbkreisförmig gebogen die mehr central gelegenen umfassen.

No. 8 zeigt diesen Vorgang aufs deutlichste. Aus den Zellen der proximalen Wand hat sich durch unregelmäßig konzentrische Uebereinanderlagerung derselben eine kugelförmige Masse gebildet, welche, in das Lumen vorspringend, dieses zu einem meniskoidalen Spaltraum einengt.

In No. 9 ist erkennbar, wie sich an diese erste Anlage der Linsenfasermasse das weitere Wachstum derselben unmittelbar anschließt, indem die auf der Epithelgrenze gelegenen Zellen, eine nach der anderen, zu Fasern auswachsen und sich von hinten her an die kugelförmige Masse anlegen. Dabei stoßen sie natürlich mit ihren basalen Enden von oben und von unten her aneinander, und so entsteht von dem Stadium No. 7 ab eine sog. Nahtlinie, an der proximalen Außenfläche der Linse horizontal verlaufend, welche durch eine jede neue Generation von Linsenfasern vertieft und so allmählich zu

einem tief eingreifenden Schlitz oder, richtiger gesagt, einem Septum der Linsensubstanz ausgestaltet wird.

No. 10 gibt ein älteres Stadium der Augenentwickelung wieder von einer 13 mm langen Larve, also einige Zeit nach dem Ausschlüpfen. Die Linse ist beträchtlich gewachsen, die Formveränderung, die sie dabei erfahren, kennzeichnet den Prozeß des Wachstums: die Apposition der neuen Fasern von der Epithelgrenze her bedingt, da die letztere dem proximalen Pol sehr naheliegt, eine Vergrößerung

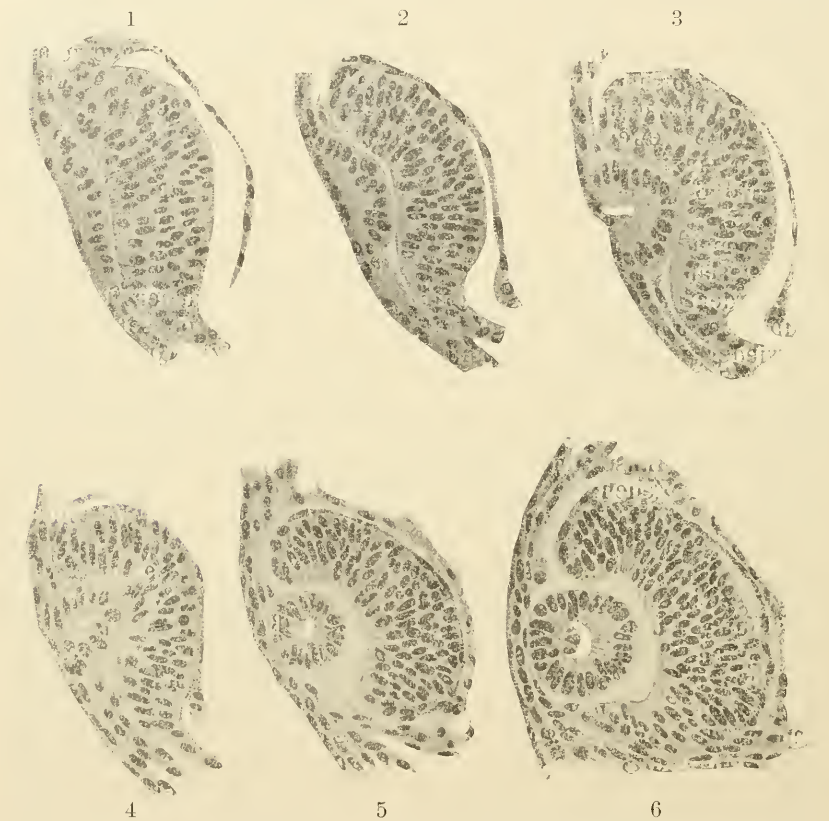


Fig. 205. Entwickelung des Auges von Siredon pisciformis. Nach Rabl. Vergr. 145 : 1. No. 1 Embryo mit 24 Urwirbeln; No. 5 Embryo mit 35 Urwirbeln.

der Linsenachse und gleichzeitig eine Verbreiterung des proximalen Teiles, d. h. die Linse hat Eiform angenommen, das stumpfe Ende des Eies nach innen (proximalwärts), das spitze nach außen gewendet. Ein Schnitt durch die Linse auf diesem Stadium (No. 10) erinnert, wie Rabl sehr richtig bemerkt, an das Längsschnittbild einer Gastrula, in welchem der Urmund und Urdarm durch die Naht der Linsenfasern repräsentiert wäre. Dieser Vergleich illustriert in treffender Weise die prinzipielle Auffassung der Linsenbildung im allgemeinen als einer Einstülpung unter Verdickung des eingestülpten Teiles der Blase.

Mit dem in No. 10 abgebildeten Entwickelungsstadium hat nun auch die typische Ausgestaltung der Linsenanlage zum definitiven

Organ ihren Anfang genommen. Wie Rabl an tangentialen Schnitten nachweist, sind die Zellen an der Grenze des Epithels zu meridionalen Reihen geordnet; demnach müssen die aus diesen geordneten Zellen hervorgehenden Fasern sich von nun an zur Bildung radiärer Lamellen übereinander lagern. In einem Meridionalschnitt, wie ihn No. 10 abbildet, ist naturgemäß jederseits der Linsenachse eine einzige Radiärlamelle im Längsschnitt getroffen; man sieht, daß die Kerne der Faserreihe, welche die betreffende Lamelle aufgebaut, sich dach-

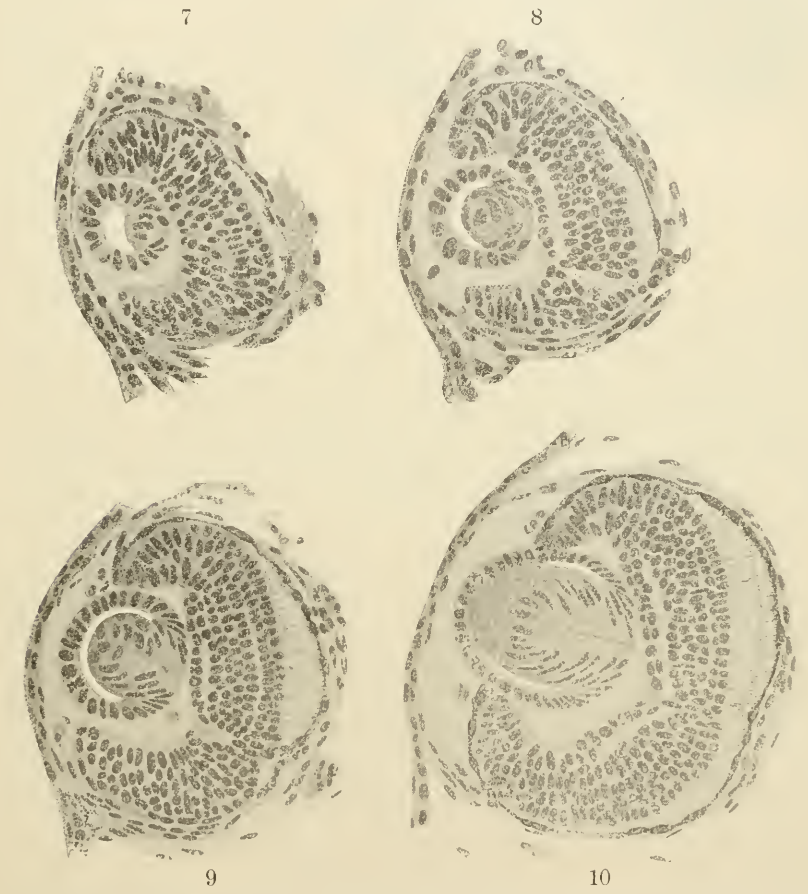


Fig. 206. Entwickelung des Auges von Siredon pisciformis. Fortsetzung zu Fig. 205. Nach Rabl. Vergr. 145 : 1. No. 10 Larve von 13 mm Körperlänge, einige Zeit nach dem Ausschlüpfen.

ziegelförmig übereinander gelegt haben. Das basale, der Naht ansitzende Ende der Fasern ist verdickt und von feinkörnigem Bau, das freie ist distalwärts sehr in die Länge gezogen, stark abgeplattet, von homogener Beschaffenheit und starkem Lichtbrechungsvermögen.

Im Gegensatz zu den jugendlichen, intensiv färbbaren Kernen der zu Radiärlamellen geordneten Fasern zeigen die Kerne der Centralfasermasse auf dem Stadium der No. 10 bereits Kennzeichen des Chromatinverfalles und der Degeneration.

Bei älteren Larven haben die Centralfasern ihre Kerne ganz verloren, und die Degeneration greift Schritt für Schritt auch auf die Kerne der die Radiärlamellen bildenden Fasern über. Aus den Beobachtungen Rabl's geht als allgemeines Resultat hervor, daß die Kerne schwinden, sobald das Wachstum der Fasern zum Abschluß gekommen ist; und dies scheint in den späteren Perioden der Entwickelung dann der Fall zu sein, wenn die Fasern mit ihren Enden die Linsennähte erreicht haben. So erklärt es sich, daß in den Linsen ausgewachsener Tiere nur in einer verhältnismäßig dünnen Rindenschicht, die ungefähr $^1/_{10}$ des Aequatorialdurchmessers messen mag, noch Kerne vorhanden sind, und daß an der centralwärts gelegenen Grenze dieser Kernzone (vgl. Rabl 1898, Taf. XXXI, Fig. 10) alle Phasen des Kernschwundes sich regelmäßig vorfinden.



Fig. 207. Sagittalschnitt durch das Auge einer eben ausgeschlüpften Larve von Triton cristatus. Präp. von A. Froriep. Vergr. 75:1.

Bei den verschiedenen Ordnungen bezw. Familien und sogar Arten innerhalb der Klasse der Amphibien scheinen mancherlei Verschiedenheiten der Linsenbildung zu bestehen (vgl. Rabl 1898, p. 540), dieselben sind aber nicht bedeutsam genug, um hier eingehender geschildert zu werden.

Schon Remak (A. L. III[9], 1855, p. 150) hat die Linsenbildung beim Frosch richtig beobachtet als eine Einstülpung der tiefen, unpigmentierten Zellenschicht des äußeren Keimblattes, über welche die pigmentierte Außenlage unbeteiligt hinwegzieht, und schreibt: „Die Entstehung der Linse (der Batrachier) unterscheidet sich demnach nur insofern von der bei den Vögeln beobachteten, als die Oberhaut schon auf dieser frühen Entwickelungsstufe die Sonderung in 2 Zellenschichten zeigt, die bei anderen Wirbeltieren erst weit später hervortritt, und als nicht beide Schichten, sondern bloß die innere sich an der Bildung der Linsenblase beteiligt."

Nachdem diese Angaben Remak's von Barkau (1866, p. 70) für den Frosch, von Kessler (1871, p. 10) für Triton und von Lieberkühn (1872, p. 358) für Alytes ausdrücklich bestätigt worden waren, gab Goette (1873, p. 401. A. L. III[7], 1875, p. 327) für Bombinator an: „die Linse entwickelt sich als solide Wucherung der aktiven Schicht des oberen Keimblattes, welche erst nachträglich und ohne Vermittelung einer Einstülpung eine Höhle erhält."

Kessler wies in seiner zweiten Publikation (1877, p. 13) gegenüber dieser Darstellung Goette's darauf hin, daß die so kleine Höhle des Linsensäckchens bei Amphibienembryonen sehr wohl sich scheinbar als gefüllt darstellen könne, entweder durch die Anwesenheit dotterblättchenhaltiger Gerinnsel oder durch „eine oder die andere der großen ungefügigen Zellen, welche bei der Abschnürung aus dem Verbande der übrigen herausgedrängt und ausgeschieden werden", und hielt an der Möglichkeit fest, daß der für Triton (1871, p. 10) von ihm festgestellte

Typus der Linsenentwickelung durch Abschnürung eines hohlen Säckchens von der Grundschicht des Ektoderms auch für die Unke giltig sei.

Ganz entsprechend formulierte auch BALFOUR (A. L. II, 1881, p. 445) seine Auffassung dahin, daß bei den Amphibien „die Linse als Hohlkörper durch eine Einstülpung entsteht, nur daß ihre Oeffnung durch die Epidermisschicht des Epithels dauernd von der Verbindung mit der Außenwelt abgeschlossen ist", und vermutete, daß GOETTE's abweichende Beschreibung auf einem Versehen beruhe.

Die Abhandlung von KORÁNYI (1886, p. 235) untersucht in der Reihe der Wirbeltiere vor allem die Rolle der „passiven Schicht" oder Deckschicht des Ektoderms bei der Ausbildung der Linse und findet auch bei Triton- und Froschembryonen Spuren einer solchen Schicht in Gestalt von Zellentrümmern in der Höhlung des Linsenbläschens. Auf das Irrtümliche dieser Auffassung hat INOUYE (1895, p. 20) aufmerksam gemacht, dessen Befunde wir weiter unten besprechen werden. Ueber einen 4 mm langen Tritonembryo macht KORÁNYI die nicht weiter begründete Angabe, daß „das verdickte Ektoderm der Linsengrube mehrere cylindrische Zellenreihen führe". Zu der in Rede stehenden Kontroverse in betreff der Linsenbildung bei Bombinator giebt KORÁNYI kein Urteil ab.

Dagegen wird diese von SCHÖBEL (1890, p. 12) eingehend erörtert und in gleichem Sinne wie von KESSLER und BALFOUR entschieden. Seine Untersuchung betraf in erster Linie Hyla und Siredon, daneben aber auch Triton, Rana, Bufo und Bombinator, und sein Ergebnis ist, daß bei sämtlichen Amphibien „bis auf ganz unwesentliche Verschiedenheiten eine vollständige Uebereinstimmung in den Entwickelungsvorgängen herrscht". Auch bei Bombinatorembryonen fand er die Linsengrube, als Einsenkung der aus einer einfachen Lage von Cylinderzellen bestehenden Grundschicht des Ektoderms, mit einem relativ geräumigen Lumen versehen; doch könne dieses nur in einem glücklich gerichteten Schnitte getroffen werden und entziehe sich daher leicht der Beobachtung.

Weniger bestimmt entscheidet sich INOUYE (1895) in der Frage. Zunächst (p. 16) schildert er an einer Reihe vortrefflicher Abbildungen den Vorgang der Bildung und Abschnürung des Linsenbläschens bei Tritonembryonen wesentlich so, wie ihn RABL (1898) vom Axolotl beschreibt, und betont dabei für Amphibien als erster und im ausdrücklichen Gegensatz zu KORÁNYI (1886), daß die Wand der Linsenanlage während des ganzen Prozesses aus einer einzigen Lage von Cylinderzelleu bestehe, welche nur an Höhe gewinnen. Auch bei Froschembryonen fand er wie bei Triton das hohle Linsensäckchen der Grundschicht, überzogen von der Deckschicht, in Bestätigung der alten REMAK'schen Schilderung. Anders dagegen bei Bufo cinereus. Hier tritt nach INOUYE's Befunden (p. 20) erst nach der völligen Abschnürung ein Hohlraum in der Linsenanlage auf. Die Linsenplatte der Grundschicht verdickt sich, und die Verdickung senkt sich in den Augenbecher ein, ganz ähnlich wie wir es bei Selachierembryonen oben verfolgt haben, und es ist sehr bemerkenswert, daß INOUYE in dieser soliden Linsenanlage die gleiche Anordnung der Zellen beschreibt und abbildet, wie sie RABL (1898) für die sich einsenkende Selachierlinse nachgewiesen hat. Die tiefste Zellenlage der Linsenplatte nämlich, welche bei der Einsenkung zur peripherischen Schicht wird, bleibt als gleichmäßige einfache Epithelialschicht erhalten und geht am Rande der Verdickung kontinuierlich in die Grundschicht der Umgebung über; die von ihr gebildete Vertiefung dagegen, welche bei Tritonembryonen zum Hohlraum des Säckchens wird, ist ausgefüllt

von regellos gelagerten Zellen. Bei der Abschnürung schließt sich die peripherische Epithelialschicht zur Bildung der Blasenwand, die regellosen Binnenzellen dagegen füllen zunächst den Blasenhohlraum als Zellenpfropf aus, scheinen aber bald der Rückbildung anheimzufallen. Die von Korányi (1886) aufgestellte Ableitung derartiger Zellenpfropfe oder ihrer Trümmer von der Deckschicht des Ektoderms war hiernach, wie oben bereits bemerkt, eine irrtümliche.

Solche Binnenzellen kommen übrigens, sowohl einzeln wie auch als Zellenhaufen, mannigfach vor, und zwar, wie Fig. 205, No. 6 zeigt, auch als individuelle Variation. Wir müssen daher Inouye (p. 21) völlig recht geben, wenn er über die Angabe Goette's in betreff einer soliden Linsenanlage sein Urteil zurückhält und die Möglichkeit betont, daß die von Goette untersuchten Linsenanlagen in der That keine Lichtung besessen haben. Die Differenz ist ja auch in der That keine prinzipielle. Die Fälle sind zahlreich, daß ein Organ bei der einen Form direkt durch offene Einstülpung eines epithelialen Grenzblattes und dessen Abschnürung zum Hohlorgan, bei der anderen durch eine kompakte Tiefenwucherung sich bildet, in welcher die Lichtung erst später erkennbar wird. Der vorliegende Fall aber zeigt besonders deutlich, daß in beiden Modifikationen das morphogenetisch wirksame Moment das gleiche ist, nämlich die Wachstumsenergie der basalen Zellenschicht.

Mammalia.

Auch bei den Säugetieren geht die Bildung des Linsenbläschens nicht ganz so klar und einfach vor sich wie bei Sauropsiden, obgleich sie doch wie diese ihre Entwickelung innerhalb der Amnionhöhle durchmachen, also nicht, wie die Anamnier, einer Schutzdecke des Linsensäckchens bedürfen. In der That kommt auch ein eigentlicher Abschluß, wie ihn die Befunde bei Fischen und Amphibien zeigen, nirgends zu stande, und die bei verschiedenen Formen ein wenig verschieden sich darstellende Komplikation kann überall zwanglos als eine rudimentäre Bildung aufgefaßt werden.

Nussbaum (1900, p. 28) unterscheidet 2 Typen, nach denen sich die Linse der Säugetiere anlege; Mensch, Maus, Schwein, Fledermaus würden nach ihm zum sauropsidenähnlichen, Kaninchen und Schaf dagegen zum fischähnlichen Typus zu zählen sein. Mir will jedoch scheinen, daß noch zu wenig Arten untersucht sind, um Typen aufzustellen, und daß besonders auch innerhalb der untersuchten Formen die individuellen Variationen eine zu große Breite haben, um scharf sondern zu können.

Wir wollen, von Rabl's Untersuchungen Gewinn ziehend, zunächst die Linsenentwickelung beim Kaninchen eingehend schildern und dann die Abweichungen anderer Formen kurz anführen.

Kaninchen. Fig. 208 zeigt einen Schnitt durch die Augenanlage eines etwa 10 Tage alten Kaninchenembryo, das jüngste Stadium, bei welchem die zur Linsenbildung führende Verdickung des Ektoderms nachweisbar war.

Das Gehörbläschen war bei diesem Embryo bereits vollkommen vom Ektoderm abgelöst, was im Hinblick auf die oben angeführten bezüglichen Befunde bei den Vertretern anderer Klassen von Interesse ist. Aus einer Zusammenstellung ergiebt sich, daß zur Zeit der Entstehung der Linsenplatte das Gehörbläschen bei Selachiern und Sauropsiden noch weit offen, bei Amphibien und Mammalien dagegen geschlossen und voll-

ständig abgelöst ist, bei ersteren demnach die Entwickelung des Auges, bei den letzteren Klassen dagegen die des Ohres als relativ weiter fortgeschritten sich erweist.

Die Augenblase ist bei dem in Rede stehenden Embryo (Fig. 208) noch gleichmäßig gewölbt ohne Andeutung der Einziehung zum Augenbecher, ihre Wand zeigt aber im Bereich der distalwärts gerichteten Wölbung eine beträchtlichere Dicke. Dieser Wölbung anliegend findet sich, ebenfalls distalwärts gewölbt, eine sowohl dorsal- als ventralwärts ziemlich gut abgegrenzte Linsenplatte, bestehend aus einfachem Cylinderepithel, dessen Zellen, im Vergleich mit dem Ektoderm der Umgebung, bis zu doppelter Höhe gestreckt sind. Zwischen Linsenplatte und Augenblase liegen vereinzelte, spindelförmig ausgezogene Mesodermzellen, die wohl zweifellos als Reste der, wie



Fig. 208. Querschnitt durch die Augenanlage eines ungefähr 10-tägigen Kaninchenembryo. Nach RABL. Vergr. 200:1. *au* Augenblase. *bl* Blutgefäße. *ek* Ektoderm. *l* Linsenplatte. *mes* Mesoderm. *st* Stiel der Augenblase.

oben p. 180 beschrieben, temporär hier sich eindrängenden Mesenchymschicht aufzufassen sind. In einiger Entfernung vom Rande der Linsenplatte zeigt Fig. 208 im Mesoderm ziemlich weite Gefäßquerschnitte; diese Gefäße sind es, von denen aus in der Folge Sprossen zwischen Linsengrube und Augenblase einwuchern und von neuem eine Mesenchymschicht zwischen den genannten beiden Organanlagen herstellen.

In unmittelbarem Anschluß an den in Fig. 208 dargestellten Zustand beginnt die Einziehung der Augenblase und gleichzeitige Einsenkung der Linsenplatte zur Bildung der Linsengrube. Die sich einsenkenden Bezirke beider Gebilde entsprechen sich genau: an der Augenblase ist es der in Fig. 208 schon erkennbare dickere Teil der Wandung, dem in seiner ganzen Ausdehnung die Linsenplatte anliegt.

Fig. 209 stellt den Vorgang der Einstülpung und Abschnürung des Linsenbläschens übersichtlich dar.

Durchgehends zeigt die Grube die Tendenz, in ihrem ventralen Teil tiefer sich einzusenken als im dorsalen, und unterscheidet sich hierdurch von der Linsengrube der Sauropsiden, die sich regelmäßig dorsalwärts tiefer einsenkt als ventral.

Die Abgrenzung der Linsenplatte ist von Anfang an am dorsalen Rand eine schärfere als am ventralen, erst von No. 4 ab setzt sich auch hier die verdickte Platte von dem dünnen Ektoderm bestimmt ab.

Durchweg besteht die Wand der Linsengrube aus sehr hohen, schmalen Cylinderzellen, die so dicht gestellt sind, daß die Kerne

nicht in gleicher Höhe Platz finden, sondern sich durch die ganze Dicke der Wandung verteilen. Gleichwohl läßt die Lage der Mitosen dicht unter der freien Fläche des Epithels keinen Zweifel darüber, daß, wie bei den Sauropsiden, auch bei den Säugern die Wand der Linsengrube als ein einschichtiges Cylinderepithel aufzufassen ist.

Die Eigentümlichkeit nun, welche die Linsenbildung bei manchen Säugetieren aufweist, besteht in einem unregelmäßigen Zellenhaufen, welcher bei Kaninchenembryonen vom Stadium der No. 2 ab, am Boden der Grube, ungefähr in der Mitte derselben auftritt. Es sind Zellen,



Fig. 209. Linsenentwickelung von Lepus cuniculus. Nach Rabl. No. 1—8 Vergr. 130 : 1; No. 9 Vergr. 91 : 1. Alter der Embryonen: No. 1—5 Mitte des 11. bis Mitte des 12. Tages; No. 6 Ende des 12. Tages; No. 9 Körperlänge (Scheitel-Steiß) 11 mm.

die aus dem epithelialen Verband der Linsengrubenwandung sich herausdrängen und nun auf der freien Fläche des Epithels liegen. Die Grenze des Epithels gegen den Zellenhaufen ist fast überall eine scharfe, nur an einzelnen Stellen, wie z. B. in No. 4, hat der Schnitt

gerade Zellen getroffen, die noch zur Hälfte im Epithel stecken, und die Grenze ist infolgedessen undeutlich. Die Mehrzahl dieser austretenden Zellen vereinigen sich zu einem Zellenkonglomerat, das dann als einheitlicher Haufen in der Mitte der Grube liegt; doch finden sich in der Umgebung vereinzelte, dem Boden der Grube nur locker anhaftende Zellen. Alle diese aus der Grubenwandung in das Lumen des Säckens ausgetretene Zellen, mögen sie dem Zellenhaufen angehören oder eine isolierte Lage haben, tragen Kennzeichen der Degeneration an sich, Zerfall des Chromatins ihres Kernes und alle Stadien des Kernschwundes, und bald, d. h. besonders von dem Stadium No. 4 an, finden sich in der Umgebung des Zellenhaufens Massen, die nur noch als Zellendetritus bezeichnet werden können.

Diese Auswanderung von Zellen dauert fort, und der Zellenhaufen vergrößert sich so lange, als die Einstülpung dauert, d. h. von der Mitte des 11. bis zur Mitte des 12. Tages, oder während der in Fig. 209 No. 2 bis No. 5 abgebildeten Stadien.

In der zweiten Hälfte oder zu Ende des 12. Tages vollzieht sich die Abschnürung des Bläschens. Während dieses Vorganges wandern keine Zellen mehr aus, denn in No. 6 ist der Zellenhaufen gegenüber No. 5 verringert, der Zellendetritus dagegen in der Umgebung des Zellenhaufens ist vermehrt, woraus hervorgeht, daß der Zerfall der Zellen rasch fortschreitet.

Ein anderer Befund, der möglicherweise mit dieser Zellenauswanderung und -Degeneration in Beziehung steht, ist die von Rabl mitgeteilte Beobachtung, daß schon zur Zeit, wenn die Zugangsöffnung der Linsengrube noch sehr weit ist (No. 3), in den die Oeffnung begrenzenden Zellen stark lichtbrechende, homogene, durch Kernfärbemittel intensiv färbbare Körner auftreten. Am ventralen Umfange der Oeffnung sind sie zahlreicher als am dorsalen und nehmen hier nach und nach so überhand (No. 4 und 5), daß sie die Zellkerne fast ganz verdecken. Nach Schluß der Zugangsöffnung (No. 6) sind in der Umgebung der Verlötungsstelle die Zellen im Ektoderm sowohl wie in der Wand des Bläschens von solchen Körnern durchsetzt.

Die Bedeutung dieser Körner ist vorläufig rätselhaft. Da sie ganz außerhalb der Kerne in den Zellen liegen, so hat Rabl gewiß recht mit der Annahme, daß sie nicht auf den Zerfall von Kernen zu beziehen sind; er hält sie für „Zelleinlagerungen oder Zellprodukte mehr sekundärer Art“.

Wenn ich auf Analogie hin mit ähnlichen Befunden an anderen embryonalen Organen eine Vermutung aussprechen darf, so würde ich das Auftreten jener Körner als ein Merkmal dafür ansehen, daß in dem von ihnen eingenommenen Gebiet bei den Vorfahren der betreffenden Formen eine reichliche Zellenproliferation bestanden hat, welche infolge Veränderung der Entwickelungsbedingungen nunmehr überflüssig geworden ist. Diese Vermutung näher zu begründen, ist hier nicht der Ort. Die hypothetische Zellenproliferation würde natürlich in Beziehung zu setzen sein zur Bildung des rudimentären Zellenhaufens am Grunde der Linsengrube; beide Vorgänge hätten ursprünglich den Erfolg gehabt, das Linsensäckchen mit einem Zellenpfropf auszufüllen und dadurch für die Dauer seiner Einstülpung nach außen abzuschließen. Gerade die Beteiligung der Ränder der Einstülpungsöffnung spricht insofern für die gegebene Deutung, als, wie wir oben p. 200 gesehen haben, bei Haifischembryonen der Einstülpungshohlraum von einem Zellenkonglomerat aus-

gefüllt wird, das im wesentlichen durch Zellenvermehrung an den Rändern der Einstülpungsöffnung entsteht.

Der in Fig. 209 No. 7 abgebildete Schnitt der Augenanlage eines ungefähr 13-tägigen Kaninchenembryo zeigt das Linsenbläschen vom Ektoderm vollständig abgelöst. Das Bläschen ist im Schnitt nicht rund, sondern dreikantig, wie es sich bei der Abschnürung (No. 6) gestaltete, derart, daß die zu den Linsenfasern werdende proximale Wand schräg geneigt steht, und die distale 2 Schenkel bildet. Die Zellen der proximalen Wand sind bereits stark in die Länge gewachsen und bilden ein rundliches Polster, das in die Höhle des Bläschens vorspringt. Während früher gerade diese Gegend der Linsenfaserwand eine stark proliferierende war, finden sich schon jetzt Mitosen nur noch sehr selten in der proximalen Wand; die Zahl wurde von Rabl in dem abgebildeten Bläschen bestimmt, er fand in der proximalen Wand nur 2—3, in der distalen dagegen mindestes 70. Von dem Zellenhaufen, der in früheren Stadien im Bläschenlumen lag, ist jetzt nichts mehr zu sehen, nur vereinzelte Zellen oder Zerfallsprodukte von solchen finden sich da und dort, und es unterliegt keinem Zweifel, „daß der Zerfall der Zellmasse und die Resorption des von ihr zurückbleibenden Detritus ungemein rasch erfolgt“.

Das in No. 8 abgebildete Linsenbläschen eines 13—14-tägigen Kaninchenembryos hat nun eine mehr rundliche Gestalt gewonnnen, die Linsenfasern sind stark gewachsen und engen das Lumen ein, in diesem finden sich nur noch ganz vereinzelte Zellreste. Die Kerne der Linsenfasern nehmen eine breite Mittelzone ein; Kernteilungen finden sich in ihnen im allgemeinen nicht mehr, in dem Bläschen der No. 8 nur noch 2, und diese in nächster Nähe der Epithelgrenze, so daß wir auch für Säuger die Regel bestätigt finden: die Linsenfasern, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, verlieren die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren. Sie wachsen nur noch in die Länge, die Vergrößerung der Linsenfasermasse erfolgt von nun an lediglich durch Apposition von der Peripherie her.

No. 9, die Linsenblase eines nur wenig älteren Kaninchenembryo von 11 mm Scheitel-Steißlänge, zeigt annähernd kugelige Gestalt; die distale Wand, das „Linsenepithel“, ist in der Mitte jetzt am dünnsten, eine Ordnung der Epithelzellen zu meridionalen Reihen ist noch nicht vorhanden; die Linsenfasern sind am freien Ende stärker gewachsen als am basalen, daher die Kerne mehr proximal gerückt; die Kerne der Fasern, besonders des axialen Gebietes lassen durch schwächere Färbbarkeit den Beginn der Degeneration erkennen.

Fig. 210 A zeigt die Linse auf beiden Seiten abgeflacht. Die Linsenfasern des axialen Gebietes sind nicht gewachsen, sie zeigen vielmehr genau dieselbe Länge wie in der Linse Fig. 209 No. 9. Dies ist insofern von Interesse, als die Kerne jetzt wieder eine mittlere Zone einnehmen, wie in Fig. 209 No. 8. Daraus folgt, daß sich die Kerne innerhalb der Fasern distalwärts verschieben. So auffallend diese Annahme erscheint, so ist sie doch nicht von der Hand zu weisen.

Fig. 210 B, die Linse eines 14—15 Tage alten Embryo, zeigt dies noch deutlicher: der Abstand der Kernzone im allgemeinen von der distalen Oberfläche ist noch beträchtlich kleiner geworden, und zugleich fällt auf, daß die Kerne je näher der Achse desto weniger geschlossen beisammen liegen, wie sie es früher in der Kernzone thaten. Auch dieses Auseinanderrücken der Kerne nötigt zu der Annahme, daß sich

die Kerne innerhalb der Fasern noch verschieben. Eine andere Besonderheit zeigt dies Präparat an der proximalen Oberfläche; hier findet sich eine flache Grube, über die die jetzt deutlich werdende Kapsel in gleichmäßiger Wölbung hinwegzieht, während der Raum zwischen Kapsel und Boden der Grube von zahlreichen blassen, feingranulierten Kügelchen verschiedener Größe erfüllt erscheint. Schon

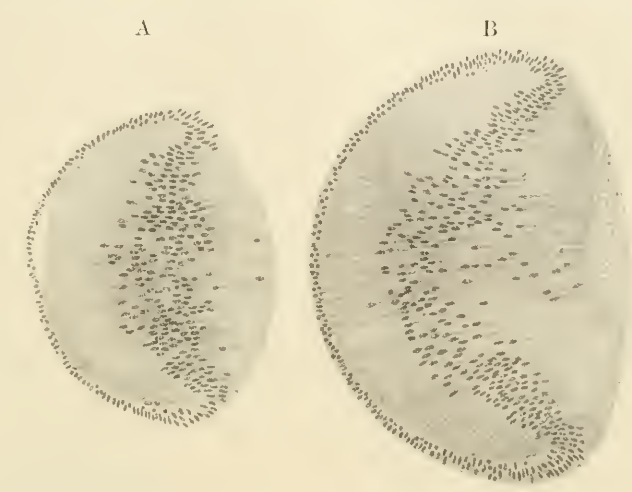


Fig. 210. Linsenentwickelung von Lepus cuniculus. Fortsetzung zu Fig. 209. Nach Rabl. Vergr. 93 : 1. Alter der Embryonen: A 14 Tage, B 15 Tage.

Woinow (1869, p. 152) erwähnt diesen Befund und ist zweifelhaft, ob es sich dabei um „Leichenerscheinung oder Kunstprodukt" handle. Auch Rabl (1900, p. 10) nimmt an, daß „die Körnermasse nur unter der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit entstanden" sei. Immerhin ist das regelmäßige Vorkommen jenes Befundes bei Embryonen von 15—20 mm bemerkenswert und vorläufig nicht recht verständlich.

Als letztes Stadium der Linsenentwickelung beim Kaninchen sei Fig. 211 wiedergegeben, ein axialer Schnitt der Linse eines Embryo von 47 mm Länge. Hier zeigt sich, daß die Kerne der Linsenfasern der distalen Oberfläche sehr viel näher liegen als der proximalen, es scheinen demnach die basalen Teile der Fasern noch beträchtlich gewachsen zu sein. Alle Fasern besitzen noch Kerne, die der centralsten Fasern



Fig. 211. Meridionalschnitt durch die Mitte der Linse eines Kaninchenembryo von 47 mm Körperlänge. Nach Rabl. Vergr. 31 : 1.

zeigen aber schon die Zeichen des Kernschwundes. Nach der Peripherie zu rücken die Kerne immer dichter zusammen, an der Epithelgrenze stehen sie sehr regelmäßig; ob hier bereits eine Ordnung der Zellen zu meridionalen Reihen vorhanden ist, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, doch ist es wahrscheinlich, daß die Ordnung auf diesem Stadium beginnt.

Die Linse besitzt an beiden Polen sog. Nähte, die proximale ist beträchtlich tiefer (0,7 mm), die distale, die rechtwinklig zur proximalen steht, ist noch ziemlich flach (0,15 mm). Die Länge der centralsten Fasern, d. h. derjenigen Fasergruppe, die vom Grunde der distalen zum Grunde der proximalen Spalte reichen, beträgt 0,5 mm. Die Bildung der proximalen Naht setzt demnach auch bei Lepus, ebenso wie bei Pristiurus und Siredon früher ein als die der distalen, und zwar ergiebt sich aus den angeführten Maßen, daß die proximale Naht sich zu bilden beginnt, wenn die Fasern eine Länge von ungefähr 0,5 mm erlangt haben.

Beim Kaninchen, wie bei der Mehrzahl der Fische und Amphibien und bei einigen, besonders den kleineren Mammalien erhalten sich auch beim erwachsenen Tier die einfachen linearen Nähte; die Linsen größerer Säugetiere und des Menschen dagegen zeigen die bekannten drei- oder mehrstrahligen sog. Linsensterne. Es ist daher wünschenswert, die späteren Stadien an einer Form aus der letzteren Gruppe zu studieren, und wir wählen hierzu das Schwein, über das Rabl die genauesten Angaben macht.

Schwein. Wir beginnen mit einem Embryo von 26 mm Körperlänge, dessen Linse, Fig. 212, No. 1, sich in ihrem Entwickelungszustand ungefähr anschließt an die Kaninchenlinse Fig. 210 B, da das in letzterer vorliegende Stadium mit eben geschwundenem Lumen

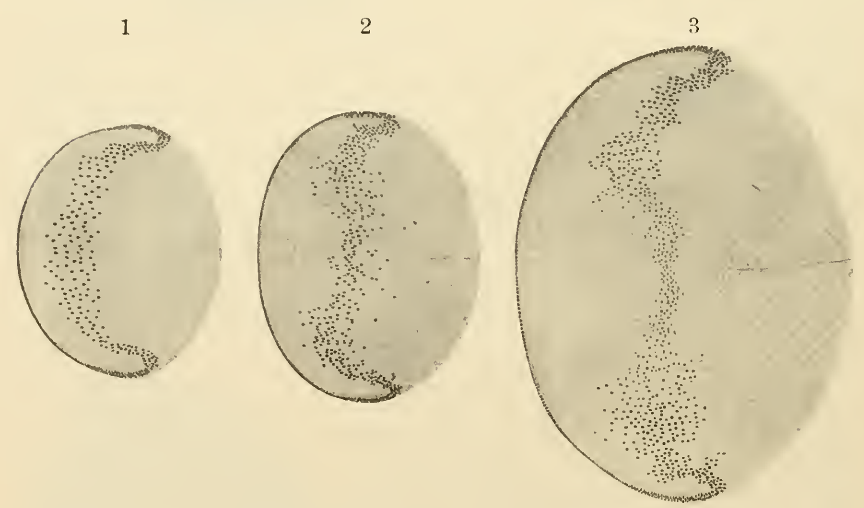


Fig. 212. Linsenentwickelung später Stadien von Sus scrofa dom. Nach Rabl. Vergr. 31 : 1. Länge der Embryonen: No. 1 26 mm; No. 2 36 mm; No. 3 50 mm; No. 4 68 mm.

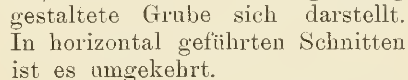
der Linsenblase sich bei Schweinsembryonen von 20 mm Körperlänge findet.

Fig. 212, No. 1 zeigt, daß die centralsten Fasern jetzt im Wachstum zurückgeblieben sind gegenüber ihren Nachbarn, die nun hinten über sie hinauswachsen. Die hinteren (proximalen) Enden dieser letzteren treffen von oben und von unten her aufeinander, und so entsteht hier eine horizontale Spalte oder richtiger ein Septum, welches bis zur proximalen Oberfläche reicht und um so tiefer wird,

je mehr Fasern durch ihr Längenwachstum die centralwärts gelegenen Nachbarn hinten übergreifen.

No. 2 von einem Schweinsembryo von 36 mm zeigt den Beginn der Bildung der distalen Naht, welche im Anschluß und in Abhängigkeit von der proximalen entsteht. Dadurch nämlich, daß die Linsenfasern gleichen Alters ungefähr gleiche Länge haben, lagern sich die Fasern der gleichen Generation von selbst in der Art nebeneinander, daß diejenigen, die hinten bis zum Linsenpole reichen, vorne ziemlich weit vom Pole entfernt, oberhalb oder unterhalb desselben ihr Ende haben, und umgekehrt, je mehr sie sich vorne dem Pole nähern, desto weiter mit ihrem hinteren Ende seitwärts vom Pole abrücken. So ergiebt sich als einfache Folge ihres Entwickelungsmodus die rechtwinklige Stellung der beiden Nahtspalten zu einander: da die zuerst entstehende proximale (hintere) Naht horizontal verläuft, muß die distale (vordere) eine vertikale Stellung erhalten.

Die in Fig. 212 abgebildeten Schnitte sind vertikal geführt, sie treffen also die hintere Naht rechtwinklig, der vorderen dagegen laufen sie parallel und streifen sie nur gelegentlich. Das ist die Ursache, warum die hintere Naht als enge Spalte, die vordere als unregelmäßig


gestaltete Grube sich darstellt. In horizontal geführten Schnitten ist es umgekehrt.



Die Umgestaltung der einfach linearen Naht zu dem dreistrahligen Linsenstern geht nun in folgender Weise vor sich.

Bei einem Schweinsembryo von 43 mm Länge (nicht abgebildet) zeigte sich die proximale Naht nicht mehr als gerade Linie, sondern sie war in einem stumpfen Winkel gebogen, so daß an ihr 2 Schenkel unterschieden werden konnten.

Bei einem Embryo von 50 mm, dessen Linse Fig. 212 No. 3 in axialem Schnitte abgebildet ist, fand sich der weitere Schritt, daß dort, wo die beiden Schenkel der Naht im stumpfen Winkel aneinander stoßen, ein dritter Schenkel in der Anlage begriffen ist, als dritter Strahl des sich bildenden Linsensterns. Besonders instruktiv für dieses Stadium ist eine Serie von Aequatorialschnitten; dieselbe zeigt, von der proximalen Oberfläche der Linse beginnend, zuerst 3 Schenkel, dann 2, die mehr und mehr in eine Gerade rücken, dann geradlinige Spalte, dann Centralfasern ohne Spalte, endlich distal wieder lineare Spalte, aber rechtwinklig zur proximalen.

In den folgenden Stadien wird der dritte Strahl allmählich länger, und es entsteht auch ein distaler Stern, später als der proximale und

in Abhängigkeit von diesem. Erst bei Embryonen von 100—130 mm Länge haben die dritten Strahlen die gleiche Länge wie die beiden primären Strahlen und damit die Linsensterne ihre Schönheit und Regelmäßigkeit erlangt.

Die Ordnung der Zellen der Epithelgrenze zu meridionalen Reihen und damit die Bildung der Uebergangszone zwischen Centralfasern und radiären Lamellen fällt beim Schwein in das Fig. 212 No. 2 abgebildete Stadium der Linsenbildung bei Embryonen von ungefähr 36 mm Länge. Bei einem Embryo von 76 mm bestanden die Radiärlamellen (meridionalen Faserreihen) schon aus 8—10 Fasern.

Die Degeneration der centralen Fasern beginnt bei Schweinsembryonen zwischen 40 und 50 mm Länge. Zunächst fällt bei Fig. 212 No. 3 auf, daß die centralsten Fasern nicht mehr gleichmäßig, sondern in ihrem distalen Teil stärker gebogen sind als im proximalen, wodurch die Gesamtmasse eine Form erhält, „welche an die antiker Urnen erinnert". Zugleich sind diese centralsten Fasern, scheinbar durch Kompression von der Nachbarschaft her, kürzer und dicker geworden und unregelmäßig wellig verbogen.

Die Kerne der centralsten Fasern tragen schon die deutlichen Kennzeichen der Rückbildung an sich; diese schreitet in der Folge, von der Achse her beginnend, stetig fort, so daß bei Embryonen von 115 mm und mehr nicht nur die centralsten, sondern auch die in weiterem Umkreis nach außen sich anschließenden Centralfasern keine Spur von Kernen mehr besitzen.

Nicht ohne Interesse ist die Veränderung der Gesamtform der Linse, die sich im Verlauf der hier besprochenen späteren Stadien vollzieht und aus den 4 Abbildungen der Fig. 212 gut ersichtlich ist. Im Stadium von No. 1 ist die Linse vorn (distal) entschieden stärker gewölbt als hinten (proximal); später, in No. 2 und 3, zeigt sie vorn und hinten eine ungefähr gleich starke Wölbung; schließlich aber flacht sich die vordere Fläche mehr ab, und die hintere wölbt sich stärker, so daß von einem Stadium ab, in dem die Länge des Embryo ungefähr 68 mm beträgt, die in No. 4 wiedergegebene Form, d. h. die auch für das ausgewachsene Schwein charakteristische, definitive Gestalt der Linse hergestellt erscheint.

Die gegebene Darstellung, die im wesentlichen auf den Rabl'schen Untersuchungen am Kaninchen und Schwein ruht, kann im großen und ganzen für die typische Entwickelungsweise der Linse der Säugetiere als maßgebend angesehen werden. Es liegen aber einige Beobachtungen an anderen Vertretern der Klasse vor, welche nicht ganz damit übereinzustimmen scheinen.

Vor allem weicht die Maus in der Bildung des Linsensäckchens ab.

Kessler (1871, p. 11), der als erster bei Säugetieren die Einstülpung der Linsenanlage beschrieben hat, konnte, da er vorzugsweise Mausembryonen benutzte (seine Fig. 5 giebt den Schnitt durch die Linsengrube eines solchen trefflich wieder), mit vollem Recht auch für die Säuger den von Remak fürs Hühnchen aufgestellten Typus der Linsenbildung bestätigt finden. Denn, wie er in seiner ausführlichen Abhandlung (Kessler 1877, p. 13, Fig. 66, 67A) genauer schildert und abbildet und neuerdings Nussbaum (1900, p. 28) es im wesentlichen bestätigt, zeigt bei Mausembryonen die Wand der Linsengrube während des ganzen Verlaufes ihrer Einbuchtung und Abschnürung eine glatte Oberflächenkontur und keine Spur von Zellen,

die etwa aus dem Epithelverband austreten oder ausgetreten wären.

Kessler erwähnt dabei schon, was wir oben wiederholt als für die Säugetiere charakteristisch konstatiert haben, daß die stärkste Vertiefung der Einbuchtung nicht dorsalwärts wie beim Hühnchen, sondern ventralwärts liegt. Außerdem hebt er auch bereits die durch Rabl's Untersuchungen neuerdings ins Licht gestellte Thatsache hervor, daß die Verdickung des Ektoderms in der Wand der Linsengrube „weniger durch eine numerische Zunahme der Zellen“ bedingt ist, als vielmehr „durch ein schon jetzt beginnendes Längenwachstum der einzelnen Zellen, wodurch diese sich palissadenartig nebeneinander ordnen“, mit anderen Worten, daß die Wand des Linsenbläschens von Anfang an als ein einschichtiges Epithel anzusehen ist.

Auch Nussbaum (1900, p. 28) giebt an, daß bei Mausembryonen von 6 mm Länge, wo die Abschnürung der Linsengrube beginne, das Epithel einschichtig, die Zellen schon verlängert und die Mitosen an der freien Oberfläche gelegen seien. Bei einem Embryo von 9 mm war die Linse abgeschnürt, die Linsenhöhle eine schmale, halbmondförmige Lücke.

Bei Vespertilio murinus verläuft nach Nussbaum die Linsenbildung in ähnlicher Weise wie bei der Maus, doch liegen in der gebogenen breiten Linsenhöhle der eben abgeschnürten Linsenblase bei 6—7 mm langen Embryonen „einige zu Grunde gehende Zellen“.

Da nun Kessler (1877, p. 15) sogar bei Mausembryonen, wo doch im allgemeinen der Einstülpungsvorgang ein reiner ist, in einzelnen Fällen „solche ins Gerinnsel der Linsenhöhle eingebettete Zellen“ gefunden hat, so scheint mir jener Differenz die ihr vielfach beigelegte Wichtigkeit nicht zuzukommen.

Für rudimentäre Vorgänge sind ja individuelle, sowie von einer Art zur anderen wechselnde Variationen bezeichnend. Wenn also das Epithel der Linsengrube innerhalb der Klasse der Säugetiere bei nahestehenden Formen zeitweise so verschieden sich verhält, bei den einen durch zahlreich austretende Zellen einen die Höhle beinahe ausfüllenden Zellpfropf bildet, bei anderen nur weniger oder wohl auch gar keine Zellen ausscheiden läßt, sondern sich einfach nach dem Sauropsidentypus einstülpt, und wenn dann trotzdem weiterhin bei allen Formen der Entwickelungsgang in ganz übereinstimmender Weise sich vollendet und überall die ausgetretenen Zellen, mögen es viele oder wenige sein, auffallend rasch degenerieren und spurlos verschwinden, so vereinigen sich alle diese Befunde zu dem Gesamtbild eines in Rückbildung begriffenen morphogenetischen Prozesses. Im Hinblick auf die bei Anamniern bestehenden Vorgänge der Linsenbildung liegt es nahe und dürfte nicht als gewagt erscheinen, anzunehmen, daß bei den Vorfahren der Säugetiere ebenfalls temporärer Verschluß des Linsensäckchens bestanden und sich durch Zellenproliferationen hergestellt hat, ungefähr so, wie wir es heute an Selachierembryonen beobachten.

Besonders umfangreich wird der die Linsengrube ausfüllende rudimentäre Zellenpfropf bei Wiederkäuerembryonen, woraus sich die irrtümliche Auffassung erklärt, die zeitweise über die Linsenbildung bei Säugern in Geltung war; bei Embryonen vom Rind schwillt er so beträchtlich und so rasch an, daß eine eigentliche Grube überhaupt nicht in die Erscheinung tritt. Schon während der ersten Einsenkung finde ich die von dem Cylinderepithel des Ektoderms gebildete Vertiefung stets

von einem Konglomerat unregelmäßiger Zellen angefüllt, die bei Embryonen von 8—9 mm einen in der Vertiefung sitzenden, halbkugelig prominierenden Knopf bilden.

Derartige Stadien haben Julius Arnold bei seiner Darstellung der Linsenentwickelung vorgelegen, seine Abbildungen (1874, Fig. 15; 1874*, Taf. I, Fig. 3) sind mir nach meinen Präparaten vollkommen verständlich. Er beschreibt (1874*, p. 5, 7) eine kugelige Verdickung des Ektoderms, an der 3 Lagen zu unterscheiden seien: „eine äußere mehr längsstreifige, eine innere radiär gezeichnete und eine mittlere, etwas lichtere und gekörnte“. Die „äußere“ dieser 3 Lagen ist so, wie Arnold sie beschreibt und abbildet, in meinen Präparaten nicht vorhanden; allerdings besitzt der prominierende Knopf einen Belag von Zellen, welche kleiner sind, sich schwächer tingieren und lockerer sitzen, von der Hauptmasse aber doch nicht eigentlich different erscheinen. Ich möchte mich daher der Vermutung Kessler's (1877, p. 17) anschließen, daß jene „äußere Lage“ ein Artefakt war, bedingt durch anhaftendes Gerinnsel. Denkt man sich diese Schicht aus der Arnoldschen Abbildung hinweg, so bleibt ein Bild, das mit meinen Präparaten von 8,7 und 8,8 mm langen Rindsembryonen gut vereinbar ist.

Das Ektoderm senkt sich hier, ähnlich wie beim Kaninchen, ein und bildet als ein beträchtlich verdicktes, aber trotz der Uebereinanderschiebung der Kerne doch mit Wahrscheinlichkeit als einschichtig aufzufassendes Cylinderepithel eine Bucht, deren Höhlung jedoch ganz gefüllt ist von einer Masse unregelmäßiger Zellen mit rundlichen Kernen. Dieses Zellenkonglomerat schließt sich in der Vertiefung dicht an das Cylinderepithel an, doch ist fast überall die Grenze des letzteren, also gewissermaßen seine Oberflächenkontur zu erkennen, so daß das Konglomerat sich nicht in Kontinuität als oberflächliche Schicht eines geschichteten Epithels, sondern in Kontiguität als eine differente, jenem Epithel nur innig anliegende Zellenmasse darstellt. Nur im peripherischen Gebiet wird jene Kontur undeutlich, und nach dem Rande zu kommt eine Gegend, wo das Epithel der Grube sich kontinuierlich in das Zellenkonglomerat fortsetzt. An den Rändern der Grube hört das letztere in scharfer Grenze auf und ist von Rand zu Rand hügelartig vorgewölbt; dadurch entsteht im ganzen das Bild eines kleinen Tumor, der aus der Grube hervorwächst.

Mit diesem Befund läßt sich, wie gesagt, die Arnold'sche Abbildung Taf. I, Fig. 3, wenn man die „äußere Lage“ wegdenkt, ganz gut vereinigen. Die Darstellung dagegen, die Arnold nun weiter von der Entstehung der Linsenblase giebt, ist nicht zutreffend.

Bei fortschreitender Entwickelung nämlich wird durch die Aufrichtung und Vereinigung der Grubenränder das gesamte Zellenkonglomerat in die Linsenblase hineingedrängt, und diese letztere entsteht durch Epithelabschnürung wie bei anderen Säugern. In den Schnitten eines Rindsembryo von 9,6 mm finde ich die Umschlagsränder des Epithels an der Grubenöffnung noch nicht ganz, aber beinahe in gegenseitiger Berührung, sie greifen über das Zellenkonglomerat hinweg, stehen mit demselben jedoch noch in so inniger Verbindung, daß die Grenze beider auch jetzt noch undeutlich ist. Im Grunde der Grube dagegen erscheint das Zellenkonglomerat jetzt vollkommen abgetrennt durch einen Spaltraum von Gestalt eines distalwärts konkaven Meniskus. So entsteht ein Schnittbild ähnlich wie etwas später in den Linsenanlagen von Pristiurus, die oben

Fig. 199 No. 5 und 6 abgebildet sind, wo die distale Wand der Linsenblase eine kugelige Verdickung und dadurch die ganze Linsenblase ein Bild zeigt, ähnlich dem Durchschnitt eines primitiven Molluskenauges, in welchem die distale Wand die Linse, die proximale Wand die Netzhaut liefert. Während nun weiterhin durch die Abschnürung der Linsengrube vom Ektoderm jenes Zellenkonglomerat ganz umfaßt und eingeschlossen wird, schreitet die Degeneration der dieselbe zusammensetzenden Zellen ziemlich rasch fort, so daß schon bei Rindsembryonen von 12 mm nur noch Chromatinkörnchen und einzelne Haufen von Zellen, bei Embryonen von 15 mm, wo die Linsenhöhle durch ansehnliche Verdickung der proximalen Wand nun einen proximalwärts konkaven meniskoidalen Raum darstellt, nur noch unscheinbare Reste nachweisbar sind. Im weiteren Verlauf stimmt die Entwickelung der Linse beim Rind im wesentlichen durchaus mit der überein, wie sie oben vom Kaninchen geschildert wurde.

Vergleichen wir mit diesen Befunden an Rindsembryonen nochmals die Darstellung Arnold's, so fehlt in dieser die Beobachtung des durch Vereinigung der Epithelränder sich vollziehenden Abschlusses der Linsengrube, durch welchen das epitheliale Linsenbläschen gebildet und das Zellenkonglomerat in letzteres eingeschlossen wird. Dies war der schwache Punkt der Untersuchung, der zur Folge hatte, daß über die Bildung der distalen Wand des Bläschens keine klare Vorstellung gewonnen werden konnte. So mußte die Darstellung sich begnügen, zu sagen (Arnold, 1874, p. 309), „daß die Linse bei Rindsembryonen aus einer soliden Wucherung der inneren Lage des oberen Keimblattes entstehe, welche erst durch eine Einschmelzung der central gelegenen Zellen zur Blase sich gestalte“ — eine Fassung, die, wenn auch im Wortlant nicht geradezu falsch, dem Sinne nach doch irrtümlich und für die nachfolgenden Untersucher irreleitend war. Im übrigen enthält ja die Arnold'sche Abhandlung (1874*) über die weitere Entwickelung auch der Linse manche treffliche Beobachtung, und das Lob, das ihr Rabl (1900, p. 19) spendet, ist sicherlich wohlbegründet.

Schon v. Mihalkovics (1875, p. 384) hat die Arnold'sche Darstellung auf Grund der Untersuchung eines 11 mm langen Rindsembryo vollkommen richtig beurteilt und mit seinen Befunden an Kaninchenembryonen in Einklang gesetzt. Unverständlich ist es, wie er zu der unrichtigen Angabe gekommen ist, das Ektoderm der Säugerembryonen sondere sich, wie das der meisten Anamnier, in zwei Schichten, Grund- und Deckschicht (siehe oben p. 203), während doch bis in relativ späte Stadien, jedenfalls bis in Perioden herein, wo die Linse bereits abgeschnürt ist, das Ektoderm der Säugetierembryonen ganz allgemein einschichtig bleibt. In diesem Punkte dürfte er wohl durch das Vorhandensein des Zellenkonglomerates in der Linsengrube getäuscht worden sein, das doch, wie wir gesehen, seine ganz besondere Entstehung und Bedeutung zu haben scheint.

Auch Kessler (1877, p. 18) spricht von Grund- und Deckschicht bei der Diskussion über die Arnold'sche Darstellung und die Bedeutung des Zellenkonglomerates, obschon seine schönen Abbildungen die Einschichtigkeit des Ektoderms in der Umgebung der Linsengrube aufs deutlichste demonstrieren. Daß seine Abhandlung (1877) die Anschauungen über die Entstehung der Linse wesentlich geklärt und unsere Kenntnisse gefördert hat, geht schon aus den weiter oben von mir gemachten Bemerkungen hervor; bis zu Rabl herauf ist es aus neuerer Zeit zweifellos die bedeutendste Arbeit über den Gegenstand.

Auch Kölliker (A. L. I, 1879, p. 633—636) hat zur Feststellung der uns hier beschäftigenden Thatsachen beigetragen durch vortreffliche Beobachtungen an Kaninchenembryonen; er bildet Fig. 394 die als „warzenförmige Auflagerung“ am Boden der Linsengrube gelegene Zellenmasse ab, spricht sich über dieselbe jedoch im Text nicht aus.

Gottschau (1886, 1886*) widmet der letzteren besondere Aufmerksamkeit, seine Stellungnahme ist aber unklar. Er stimmt den Ansichten Arnold's und v. Mihalkovics' bei, während doch diese beiden Forscher untereinander keineswegs übereinstimmen. Besonders schließt er sich der von v. Mihalkovics aufgestellten Meinung an, daß der Zellenhaufen die transitorische Rolle einer „Ausfüllungsmasse“ für die ohne ihn hohle Linsenblase spiele und eingeschmolzen werde, sobald sich die Grundschicht um ihn zu einer Kugel geformt habe. Die von Gottschau in Aussicht gestellte ausführliche Abhandlung über den Gegenstand ist nicht erschienen.

Mensch.

Die Beobachtungen über die Linsenentwickelung beim Menschen sind noch lückenhaft; wir besitzen solche von Kölliker (A. L. II, 1861, p. 278), Kessler (1877), Van Bambeke (1879), His (A. L. III, 1880 †), Kölliker (1883), Herr (1893), Kollmann (A. L. II, 1898), Rabl (1900), Fuchs (1903).

Die ältere Angabe Kölliker's betrifft einen 4 Wochen alten Embryo, bei dem die Linse bereits abgeschnürt war.

Kessler ist daher der erste, der die offene Linsengrube beim Menschen beobachtet hat bei einem Embryo aus dem Anfang der 4. Woche. Auf der kleinen Vorwölbung, welche am Kopf des Embryo von der Augenblase gebildet wird, bemerkte er schon mit bloßem Auge einen kleinen dunklen Punkt und erkannte mit der Lupe, daß derselbe einer tiefen Grube entsprach. Mikroskopische Schnitte ergaben dann, daß die Tiefe sowohl wie die Gestalt dieser Linsengrube ganz dieselbe waren, wie in entsprechenden Präparaten von der Maus, d. h. also, daß das Ektoderm hier zu einem kugelförmigen Säckchen eingestülpt und im Gebiet der Einstülpung durch Streckung seiner Zellen auf das Drei- und Vierfache verdickt war, daß es dabei aber seine Oberflächenkontur scharf bewahrt hatte und ausgeschiedene Zellen, wie bei Wiederkäuerembryonen, sich in der Grube nicht vorfanden.

Auch Kölliker hat in seiner späteren Publikation (1883) die offene Linsengrube beschrieben und nach Schnitten abgebildet von einem Embryo von 8 mm Länge aus dem Ende der 4. Woche. Die Abbildung ist wiedergegeben von Kollmann (1898, Fig. 342) und von Nussbaum (1900, Fig. 20). Die Tiefe der Grube erscheint in der Abbildung zur Hälfte ausgefüllt von einer anscheinend homogenen Masse, welche jedoch weder in der Figurenerklärung noch im Text Erwähnung findet; es macht den Eindruck, als ob es sich um ein in der Tiefe der Grube hängen gebliebenes Gerinnsel, also um einen Fremdkörper gehandelt habe, so daß das Präparat nicht in Widerspruch steht zu Kessler's Beschreibung.

Die in Abschnürung begriffene Linsenblase ist beschrieben bezw. abgebildet worden von Van Bambeke (1879), His (1880), Fuchs (1903). Die Abbildung von Van Bambeke ist bei Kollmann und bei Nussbaum reproduziert, bei letzterem außerdem noch die be-

treffende Figur von HIS. Die Abbildung von FUCHS ist nach einem Präparat FERD. HOCHSTETTER's angefertigt. In den 3 Fällen stand die rundliche Linsenblase durch einen breiten, sanduhrförmig eingezogenen epithelialen Stiel noch im Zusammenhang mit dem Ektoderm. In dem Fall von HIS schien der Zugang zur Höhlung noch nicht vollständig geschlossen zu sein, in den beiden anderen Fällen dagegen war der Abschluß vollendet, bei dem Objekt VAN BAMBEKE's die ursprüngliche Einstülpungsstelle aber noch erkennbar an einer kleinen trichterförmigen Vertiefung. Der HIS'sche Embryo war 7,5 mm lang, das Alter des VAN BAMBEKE'schen wird auf etwa 4 Wochen, das des HOCHSTETTER-FUCHS'schen auf 27 Tage angegeben. Man kann also sagen, daß beim menschlichen Embryo die Abschnürung des Linsenbläschens zu Ende des 1. Monats sich vollzieht.

Eine kaum oder eben abgeschnürte Linse beschreibt und zeichnet KÖLLIKER (1883, Fig. 7) von einem menschlichen Embryo, der ebenfalls dem Ende des 1. Monats (4. Woche) angehörte.

In der fünften Woche findet sich die Linsenblase vollständig abgeschnürt und die Zellen der proximalen Wand bereits zu Linsenfasern ausgewachsen. Die beste Abbildung dieses frühen Stadiums der menschlichen Linse rührt von RABL her und ist in der nebenstehenden Fig. 213 wiedergegeben. Im Vergleich mit ungefähr gleich weit entwickelten Linsen von Kaninchen (Fig. 209 No. 7 und 8) erscheint hier das Epithel der distalen Wand auffallend mächtig; dasselbe darf zwar als ein einschichtiges Epithel aufgefaßt werden, die Zellen desselben sind aber so dicht zusammengedrängt, daß sich die Kerne zu 2 bis 3 Reihen übereinander ordnen. Die proximale Wand ist sehr regelmäßig gestaltet; die Linsenfasern, die in der Achse geradlinig gestreckt stehen, gewinnen nach der Epithelgrenze zu mehr und mehr eine peripheriewärts konkav gebogene Form und schließen so am Aequator unmittelbar an die Zellen des Epithels an. Die Kerne der Linsenfasern liegen in einer verhältnismäßig schmalen Zone beisammen, in einer Anordnung, wie sie sich bei Kaninchenlinsen erst auf einem späteren Stadium herstellt.



Fig. 213. Linse eines 30—31 Tage alten menschlichen Embryo. Nach RABL. Vergr. 130:1.

Von besonderem Interesse ist die Zellenmasse, die sich im Lumen dieser menschlichen Linse vorfindet. Dieselbe ist nämlich nicht wie in den oben beschriebenen Kaninchenlinsen (Fig. 209, No. 5 und 6) der proximalen, sondern der distalen Wand angeschlossen. Während die Linsenfaserwand sich gegen das Lumen als scharf begrenztes Polster vorwölbt, haftet an der konkaven Oberfläche der Linsenepithelwand ein Zellenkonglomerat. Die Zellen desselben verfallen von der Lumenseite her der Degeneration, so daß die oberflächlichen Zellen bereits degeneriert, die tieferen, d. h. die der Epithelwand näher liegenden noch wohlerhalten erscheinen. Durch dieses Zellenkonglomerat erinnert die hier vorliegende menschliche Linse an Befunde, wie sie oben (p. 222) im Zusammenhang mit den Vorgängen bei Wiederkäuerembryonen besprochen wurden. Wir

fanden an den dort besprochenen Schnittbildern Anklänge an die Linsenentwickelung bei Pristiurus (Fig. 199 No. 5 und 6), welche wie diese eine gewisse Aehnlichkeit mit primären Augen Wirbelloser erkennen ließen. Das der distalen Linsenblasenwand anhaftende Zellenkonglomerat würde diesem rückwärts schweifenden Blick als der Rest einer primären Linse erscheinen können. Thatsächlich beweist sein Vorhandensein, daß auch bei menschlichen Embryonen, obschon hier die erste Abschnürung rein einschichtig epithelial zu sein scheint, bei der Abschnürung sich doch ein Zellenpfropf bildet, der, in das Lumen eingeschlossen, allmählicher Resorption verfällt.

Auch bei dem ein wenig älteren, ungefähr der 6. Woche angehörigen, menschlichen Embryo, den Herr (1893) beschreibt, fanden sich noch Zellen und Zellenreste in der Linsenhöhle, und zwar in übereinstimmender Orientierung. Gemäß dem fortgeschrittenen Wachstum zeigt sich die Linsenfaserwand mächtiger, dagegen die Durchmesser der distalen Wand und des Lumens geringer geworden, wie es die hier in Millimetern gegebenen Maße der axialen Durchmesser der von Rabl und der von Herr beschriebenen Linsenblase erkennen lassen:

	Distale Wand	Lumen	Linsenfaserwand
Rabl:	0,027	0,100	0,134
Herr:	0,016	0,065	0,184

An der Lumenfläche des Linsenepithels nun, „dort, wo die Linsengrube sich zum Säckchen abgeschnürt hat“, findet sich eine aus 1—2 Zellenlagen bestehende Zellmasse, einen Wulst bildend von 0,054 mm Länge, 0,075 mm Breite und bis zu 0,007 mm Dicke. Auf den ersten Schnitten, die diese Zellmasse streifen, sieht man die Zellen nicht eine kontinuierliche Reihe bilden, sondern einzeln dem Epithel fest anliegen, mit ihrem größten Durchmesser parallel der Linsenwölbung. Auf einem der weiteren Schnitte, die die Zellmasse voll durchsetzen, geht diese letztere ohne scharfe Grenze in die Linsenwand über und macht den Eindruck, als wäre sie daraus hervorgewuchert; und auf demselben Schnitt ist auch ihre Begrenzung gegen die Linsenhöhle undeutlich, so daß hier der Eindruck peripherer Auflösung entsteht. Sonst aber ist die Masse überall nach beiden Seiten hin durch scharfe Konturen abgegrenzt. Den Verdacht, daß es sich bei diesen Beobachtungen etwa um ein Kunstprodukt durch Beschädigung des Objektes gehandelt haben könnte, schließt Herr bestimmt aus und betont, daß an beiden Augen des betreffenden Embryo der beschriebene Befund identisch war; weiter äußert er sich nicht über Entstehung und Bedeutung der Zellenmasse.

Genaue Angaben macht er über das Verhalten der Kerne. Die der Linsenfasern liegen dicht gedrängt in einer Zone, die in der Höhe des Aequators in distalwärts konvexem Bogen von Rand zu Rand verläuft.

Kernteilungen finden sich in den Linsenfasern nicht mehr. Es ist also durch dieses Objekt auch für menschliche Embryonen die allgemein giltige Regel bestätigt, daß die Linsenfasern, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben, nicht mehr fähig sind, sich durch Teilung zu vermehren; und zwar ergiebt ein Vergleich mit den oben geschilderten Befunden an Kaninchenembryonen, daß die hierfür entscheidende Faserlänge bei den beiden

Formen ungefähr die gleiche ist, nämlich ungefähr 0,180 mm. Wenn diese erreicht ist, dann wachsen auch bei menschlichen Embryonen die Fasern nur noch in die Länge, die Faserneubildung dagegen erfolgt von nun ab ausschließlich auf der Grenze von Linsenepithel und Linsenfasermasse dadurch, daß vom Epithel her eine Zelle nach der anderen zur Faser auswächst und sich ihrer Vorgängerin auflagert.

Die durch Kernteilung eingeleitete Zellvermehrung ist fürderhin auf das Linsenepithel beschränkt, und HERR giebt an, daß auch bei seinem Objekte Mitosen an den verschiedensten Stellen des Linsenepithels, am zahlreichsten aber in derjenigen Gegend vorhanden waren, wo das Epithel an die Linsenfasermasse angrenzt. Das ist die Gegend, wo im weiteren Verlauf der Entwickelung wie bei den oben studierten Säugern, so auch beim menschlichen Embryo eine regelmäßig meridionale Ordnung der Epithelzellen sich herstellt und dadurch bedingt die von RABL als Radiärlamellen bezeichneten Faserreihen ihre Entstehung gewinnen.

Die weitere Ausgestaltung des Linse scheint bei menschlichen Embryonen im wesentlichen genau so zu verlaufen, wie wir es oben für größere Säuger (Schwein) geschildert haben.

Zu Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats ist die Verdickung der Linsenfaserwand so weit gediehen, daß diese letztere sich an die distale Wand anlegt und das Lumen der Linsenblase auf einen feinen Spalt reduziert. KÖLLIKER (1883, Fig. 9) hat die Linse eines Embryo dieses Alters (21 mm Kopf-Steißlänge) beschrieben und abgebildet und die Durchmesser derselben auf 0,430—0,540 mm angegeben. Die Linse ist im 3. Monat kugelig, ihre proximo-distale Achse überwiegt sogar ein wenig gegenüber den äquatorialen Durchmessern. Zu Ende des 3. Monats beginnt die Bildung der Nähte, und vom 5. Monat ab hat die Linse einen dreistrahligen Linsenstern.

Beim Neugeborenen soll die Linse $^2/_3$ ihrer definitiven Größe besitzen. Diese letztere bestimmt anzugeben, ist allerdings schwierig, da nach PRIESTLEY SMITH (citiert nach FUCHS 1903) im 65. Lebensjahre die Linse um $^1/_3$ voluminöser sein soll als im 25., das Wachstum der Linse durch Apposition demnach während des ganzen Lebens fortzudauern scheint.

B. Der Augenbecher.

Cupula[1]) optica s. Vesicula optica inversa.

Allgemeine Schilderung auf Grund der Befunde bei Sauropsiden.

Die Umgestaltung der Augenblase zum Augenbecher ist nicht ein Vorgang, der plötzlich einsetzt und rasch verläuft, sondern eine mit

1) Das Wort cupula findet sich in der anatomischen Nomenklatur unter der Bedeutung Kuppel, in Cupula pleurae, Cupula cochleae. Im klassischen Latein bezeichnen cupa (Kufe, Tonne) und das Diminutiv cupula Hohlgefäße; später dagegen kommen sie, wie mir von philologischer Seite mitgeteilt wird, für allerlei jenen Hohlgefäßen ähnlich gewölbte Gegenstände in Gebrauch und finden sich schon auf Inschriften der römischen Kaiserzeit für Grabgewölbe, Grabnischen verwendet. In dieser Bedeutung sei das Diminutiv in der Legendenliteratur des 6. und 7. Jahrhunderts n. Chr. üblich, jedoch meist unter der Schreibung cuppula. Vielleicht wäre es nützlich, diese Schreibung auch in unserer Nomenklatur dort einzusetzen, wo das Wort für Kuppel gebraucht wird. Für Augenbecher scheint mir Cupula besonders deshalb empfehlenswert, weil es zusammenfällt mit dem französischen cupule und englichen cup, die bereits eingebürgert sind.

dem Wachstum ganz allmählich sich ausbildende Formveränderung. Es ist deshalb schwer, für den Beginn dieses Prozesses eine bestimmte Entwickelungszeit anzugeben; man kann beinahe sagen, und zwar gilt dies für alle Klassen der Wirbeltiere: er beginnt schon mit der Anlage der Augenblase. Denn sobald diese, nach Schluß des Medullarrohres, als eine im allgemeinen sackförmige Ausbuchtung des Gehirns auftritt, läßt sie auch schon Merkmale der späteren becherförmigen Gestaltung erkennen, wie es schon z. B. in den Figg. 166, 167, 177 zur Anschauung und im zugehörigen Text zum Ausdruck kam.

Wir konnten an der Augenblase unterscheiden: den Stiel und die eigentliche Blase; und an dieser wiederum die lateralwärts gewölbte, dem Ektoderm anliegende distale, und die dem Gehirnrohr zugekehrte proximale Wand.

Betreffend das Verhältnis von Stiel und Blase war sehr frühzeitig erkennbar, daß der Stiel sich nicht auf der Mitte, sondern am rostral-

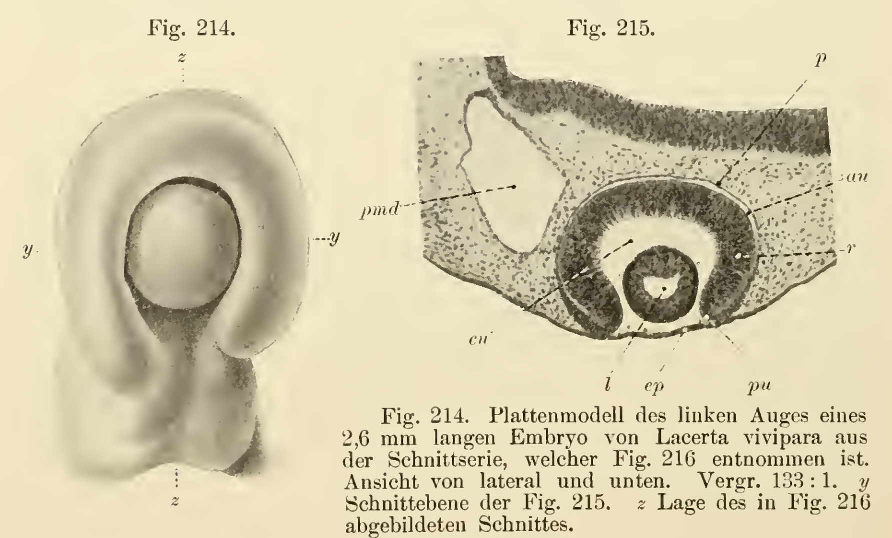


Fig. 214. Plattenmodell des linken Auges eines 2,6 mm langen Embryo von Lacerta vivipara aus der Schnittserie, welcher Fig. 216 entnommen ist. Ansicht von lateral und unten. Vergr. 133 : 1. *y* Schnittebene der Fig. 215. *z* Lage des in Fig. 216 abgebildeten Schnittes.

Fig. 215. Transversalschnitt des Auges eines Embryo von Lacerta vivipara, 2,8 mm Körperlänge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100 : 1. Die Lage des Schnittes entspricht der Linie *y* in Fig. 214. *ep* Epidermis. *l* Linsenblase. *cu* Hohlraum des Augenbechers (Glaskörperraum). *pu* Pupillarrand. *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *pmd* Prämandibularhöhle.

ventralen Rand der Blase inseriert, die Blase also dorsal und kaudal frei überhängt, mit ihrem rostralen und besonders mit dem ventralen Rand dagegen fast ohne Einziehung an die Vorderhirnwand unmittelbar anschließt (vergl. Fig. 163, 165, 187). Und betreffend das Verhältnis der beiden Wände war zu bemerken, daß die mit dem Ektoderm in Berührung stehende distale Wand sich bald gegen die proximale in einem scharfen Winkel abgrenzt (Fig. 173, 182), daß sie dicker wird als die proximale (Fig. 167) und daß sie, dieser Verdickung entsprechend, sich in das Blasenlumen (den Sehventrikel) konvex hineinwölbt, während gleichzeitig der ihrer konkav sich einziehenden distalen Oberfläche anliegende Ektodermbezirk zur Linsenplatte anschwillt.

In all diesen zunächst ganz zarten Andeutungen sind die Anfänge der Becherbildung gegeben. Dadurch, daß ventral der glatte Uebergang der Blase in den Stiel und die Hirnwand dauernd bestehen bleibt, hier also die distale Wand in unmittelbarem Anschluß an den Stiel verharrt ohne Dazwischentreten eines besonderen proximalen Wandabschnittes, ist die Entstehung der Becherspalte (Fissura cupulae, *embryonale Augenspalte* der Autoren) bedingt [1]).

Denn offenbar kann die Augenblase, wenn ihre distale Wand ventral am Stiel festgehalten ist, sich weiterhin nicht mehr als aufgetriebene Blase vergrößern, ihr Flächenwachstum wird vielmehr, in der distalen wie in der proximalen Wand, seine Expansion durch Schub nach der Umschlagsgrenze hin zum Ausdruck bringen, was zur Folge hat, daß der Umschlagswinkel immer spitzer, der Sehventrikel enger und die Ausladung des Umschlagsrandes im kaudalen, dorsalen und schließlich auch rostralen Umfang immer bedeutender wird. In-

Fig. 216.



Fig. 217.

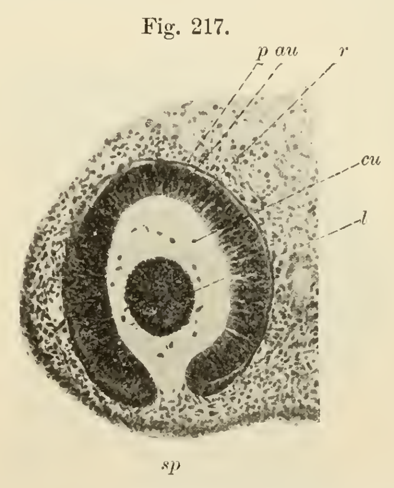


Fig. 216. Frontalschnitt des Auges eines Embryo von Lac. vivip., 2,6 mm Körperlänge. Präp. von A. FRORIEP. Vergr. 100 : 1. Die Lage des Schnittes entspricht der Linie *z* in Fig 214. *sp* Gegend der Augenbecherspalte. *st* Stiel des Augenbechers.

Fig. 217. Sagittalschnitt des Auges von Lac. vivip., 2,4 mm Körperlänge. Präp. von A. FRORIEP. Vergr. 100 : 1. *p* Pigmentblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *r* Retinalblatt. *cu* Höhle des Augenbechers. *l* Linse. *sp* Augenbecherspalte.

1) Ich schließe mich den von KESSLER (1877, p. 66) geäußerten Bedenken gegen die Bezeichnung „Augenblasenspalte“ an, da diese nur geeignet ist, irrtümliche Vorstellungen zu erwecken. Denn die Augenblase hat keine Spalte, sie ist vielmehr zu allen Zeiten, vor und nach ihrer Einstülpung ein geschlossener Sack. Wohl aber hat der Augenbecher eine Spalte im strengen Sinne des Wortes, und ich nenne die Bildung deshalb Augenbecherspalte.

H. VIRCHOW (1901, p. 775) bekämpft mit Recht die Ausdrücke „Augenspalte“ und „Chorioidealspalte“, er wird aber zugeben, daß auch die Bezeichnung „Augenblasenspalte“ einer strengeren Kritik nicht standhält. „Netzhautspalte“ dagegen ist ein nicht ohne weiteres zu verwerfendes Synonym für Becherspalte, denn Retina im weiteren Sinne (d. h. inkl. Pigmentblatt, sowie Pars ciliaris und iridica) einerseits und Augenbecherwandung andererseits sind ein und dasselbe.

dem so der Grundteil der distalen Wand zurückgehalten, bei weitergehendem Wachstum sogar mehr und mehr in die Tiefe gedrängt wird durch die Emporwölbung des Randteiles, würde ein doppelwandiges Hohlgefäß von Kugel- oder Halbkugelform zu stande kommen, wenn nicht eben ventral das Randwachstum ganz ausbliebe. An dieser Stelle entsteht daher eine Lücke in der Kugelwand, und zwar muß diese, je mehr der Randteil im ganzen Umfange sich vorwölbt, desto tiefer werden und, je mehr sich das ganze Organ vergrößert, desto enger erscheinen.

Das Resultat dieses Wachstumsvorganges ist die eigentümliche Gestalt des Augenbechers, wie sie durch die Figg. 214—222 veranschaulicht wird.

Fig. 214 zeigt das Plattenmodell der linksseitigen Augenanlage eines 2,6 mm langen Eidechsenembryo von lateral und unten gesehen. Die Linie *y* bezeichnet die Lage des in Fig. 215, die Linie *z* diejenige des in Fig. 216 abgebildeten Schnittes; die Schnitte Fig. 217 und 218 liegen parallel zur Ebene des Papieres, und zwar der erstere noch im

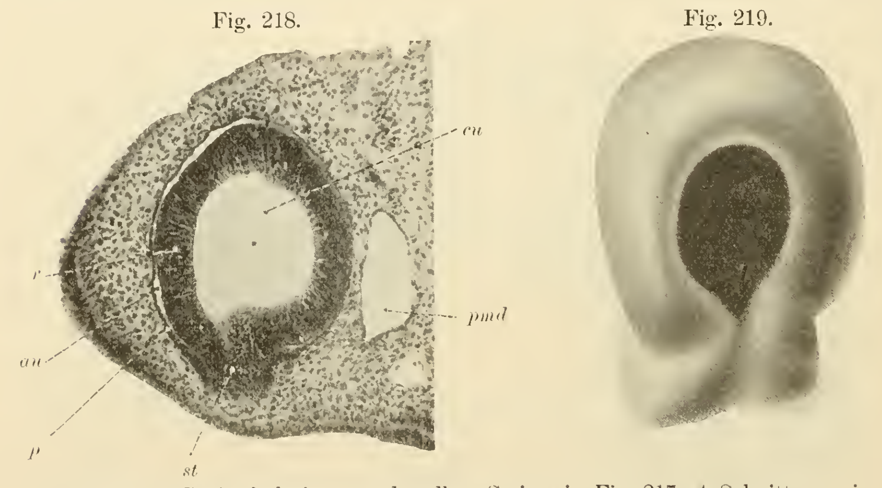


Fig. 218. Sagittalschnitt aus derselben Serie wie Fig. 217, 4 Schnitte zu je 10 μ weiter medialwärts gelegen. *cu* Augenbecherhöhle (Glaskörperraum). *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *st* Stiel des Augenbechers, zugleich Grund der Becherspalte. *pmd* Prämandibularhöhle.

Fig. 219. Plattenmodell des linken Augenbechers wie Fig. 214. Linse entfernt. Laterale Ansicht. Vergr. 133 : 1.

Gebiet der Becherspalte, der letztere im Ansatzgebiet des Becherstieles. Vereinigt man diese Bilder in der Einbildungskraft, so dürfte eine befriedigende Gesamtvorstellung des Organs zu stande kommen, welche durch die Figg. 219—222 noch ergänzt wird.

Fig. 219 giebt eine rein laterale Ansicht des Augenbechers ohne die Linse, man blickt also hier durch die vom Umschlagsrand des Augenbechers gebildete Pupillaröffnung in die Becherhöhle hinein. Wie schon in Fig. 214, so ist auch hier zu bemerken, daß die Becherspalte sich nicht genau ventral-, sondern ventral- und kaudalwärts öffnet. Dies ist dadurch bedingt, daß der Umschlagsrand rostral (im Bilde links) weiter ventralwärts herabreicht als kaudal, oder anders ausgedrückt, daß die rostrale Spaltenlippe länger ist als die kaudale.

In der Furche, durch welche die letztere, die kaudale Lippe, gegen den Augenbecherstiel sich absetzt (in Fig. 218 quer geschnitten), liegt eine Gefäßsprosse, die sich von dem den Augenbecher umspinnenden Blutgefäßnetz in die Spalte vorschiebt und hier endigt, wie der Schnitt Fig. 216 zeigt, wo im Lumen des Gefäßes 2 Blutkörperchen liegen. Der Augenbecherstiel ist dorso-ventral ein wenig abgeplattet und läßt an seiner ventralen Fläche eine ganz flache Einziehung oder Furche erkennen, die nach seiner Basis hin verstreicht. Es scheint mir nun nicht uninteressant, daß die erwähnte, in die Becherspalte sich einlagernde Gefäßsprosse bei diesen frühen Stadien nicht, wie man gemeinhin voraussetzen würde, in dieser Einziehung oder Furche ihren Weg nimmt, sondern, wie angegeben, am Rand der kaudalen Spaltenlippe. Denn jene ventrale Einziehung oder Furche[1]) wird von den meisten Autoren mit dem Vordringen der Grfäße in Zusammenhang gebracht, etwa als Abdruck derselben. Wenn nun hier die Gefäßsprosse gar nicht in der ventralen Furche des Stieles, sondern in dem Winkel an der kaudalen Spaltenlippe gelegen ist, so wird man sich fragen, was jene Furche zu bedeuten hat. Und da kommt in Betracht, daß, wie oben ausgeführt, die ventrale Wand des Stieles von Anfang an und während der ganzen Entwickelung der Augenblasen immer in unmittelbarem Zusammenhang mit der distalen Wand, d. h. dem Retinalblatt, bleibt und so die Verbindungsbrücke zwischen dieser und

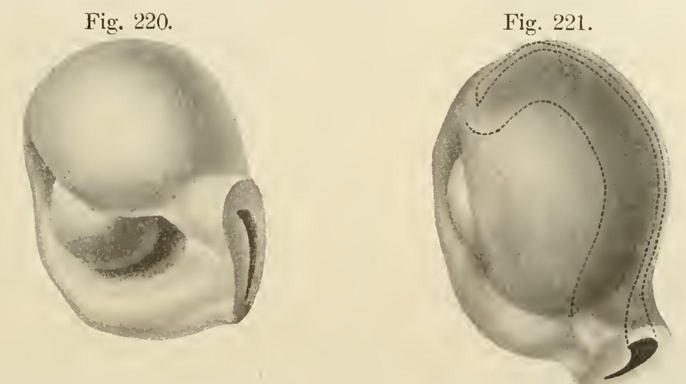


Fig. 220. Fig. 221.

Fig. 220. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 214, vom Gehirn abgetrennt. Vergr. 133:1. Ventral-kaudale Ansicht, so daß man durch die Becherspalte in den Glaskörperraum blickt.

Fig. 221. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 220. Kaudale Ansicht. Durch unterbrochene Linien ist der Umriß des Sehventrikels und die Begrenzung der Becherhöhle eingetragen. Vergr. 133:1.

dem Gehirn darstellt. Diese Verbindungsbrücke aber ist der Weg, auf dem später die Sehnervenfasern von der Retina zum Gehirn wachsen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß hierin eine morphogenetische Beziehung von großer Wichtigkeit vorliegt: der Lichtreceptionsapparat hält sich den kürzesten Weg zum Centralorgan offen. Dies ist das eigentliche Motiv für die Entstehung der

1) Von einigen Autoren wird die ventrale Einziehung am Augenbecherstiel als eine Besonderheit der Säugetierembryonen angesehen, dieselbe ist jedoch auch bei Sauropsiden erkennbar, nur weniger tief und proximalwärts bald verstreichend.

Augenbecherspalte, die als Abflachung der ventralen Wand auch auf den Augenbecherstiel sich fortsetzt.

Fig. 220 stellt dasselbe Modell dar, welches schon in Fig. 214 abgebildet war, nun aber durch einen Querschnitt des Augenstiels vom Gehirnrohr abgetrennt und so gedreht, daß man die Augenanlage von unten und hinten betrachtet. Man blickt daher durch die Becherspalte auf die Linse und in die hinter der Linse gelegene Becherhöhle hinein. Auch in dieser Ansicht läßt sich an der kaudalen (im Bilde oberen) Spaltenlippe der einspringende Winkel am Augenstiel gut erkennen, in den sich (vergl. Fig. 218) die erwähnte Gefäßsprosse lagert. Desgleichen kommt die flache Einziehung an der ventralen Fläche des Augenstiels zur Anschauung, sowie auch der abgeplattete Querschnitt des letzteren und die flach-halbmondförmige Krümmung, die das Lumen des Ventrikels im Augenstiel aufweist, doch ist zu bemerken, daß diese Krümmung in dieser und der folgenden Figur leider stärker erscheint, als sie am Modell wirklich ist.

Fig. 221 giebt ebenfalls die im Augenstiel abgetrennte Augenanlage, jedoch in annähernd kaudaler Ansicht, wodurch die geringere Ausladung der kaudalen Spaltenlippe im Vergleich zur rostralen gut zur Anschauung kommt, sowie auch das besprochene Relief des Augenstiels. Durch unterbrochene Linien ist in die Zeichnung hineingepaust: der Umriß des Sehventrikels, wie er sich von dem Ventrikelraum im Augenstiel aus zwischen die beiden Blätter der Augenbecherwand hinein fortsetzt, und ferner die distale Oberfläche des Retinalblattes, die die Begrenzung der Becherhöhle bildet, auslaufend oben in die Oberfläche des Umschlagsrandes an der Pupillaröffnung, unten durch die Becherspalte in die ventrale Furche des Augenbecherstiels.



Fig. 222. Plattenmodell des linken Auges wie Fig. 214. Die kaudale Hälfte des Augenbechers ist entfernt, die Linse aber intakt gelassen. Kaudale Ansicht. Vergr. 133:1.

Fig. 222 endlich soll die vorhergehenden Abbildungen erläutern. Es ist wiederum das in Fig. 214 dargestellte Modell im Zusammenhang mit der Gehirnwand und in einer Ansicht von hinten. Vor der Aufnahme jedoch wurde die kaudale Hälfte des Augenbechers samt der zugehörigen Hirnwand entfernt, die Linse dagegen intakt gelassen. So haben wir also in der Abbildung als weiße Fläche die Ebene des Schnittes, der in Fig. 216 abgebildet und dessen Lage in Fig. 214 durch die Linie *z* markiert ist; aus dieser Schnittebene ragt nur die Linse hervor, mit ihrer kaudalen Hälfte sich dem Beschauer entgegenwölbend. Die Abbildung gewährt somit einen Einblick in die künstlich eröffnete Höhle des Augenbechers, in deren Pupillaröffnung die Linse schwebt; zugleich giebt sie eine Anschauung vom Lagen- und Dickenverhältnis der beiden Blätter des Augenbechers, des Retinal- und Pigmentblattes, sowie von dem engen ventrikularen Spaltraum,

der zwischen denselben als Rest des Sehventrikels, d. i. des früheren Hohlraumes der Augenblase, allein noch übrig ist.

Wir haben an der Hand der Figg. 214—222 die Gestalt des eben angelegten embryonalen Auges (der sekundären Augenblase der Autoren) besonders eingehend geschildert, einmal weil der darin vorliegende Entwickelungszustand des Organes, nachdem er durch rasches Wachstum entstanden, verhältnismäßig lange bestehen bleibt und weil er ferner ein in hervorragendem Maße typischer ist, d. h. in der Reihe der Wirbeltiere nur geringe Variationen darbietet.

Die zeitlichen Entwickelungsverhältnisse werden wir am zweckmäßigsten an Hühnerembryonen verfolgen. Hier vollzieht sich die Umgestaltung der Augenblase zum Augenbecher in den letzten Stunden des 2. Brüttages bei einer Körperlänge von 5—6 mm und dem Vorhandensein von 20—24 Urwirbeln. Die Abbildungen Fig. 223 und 224

Fig. 223. Fig. 224.

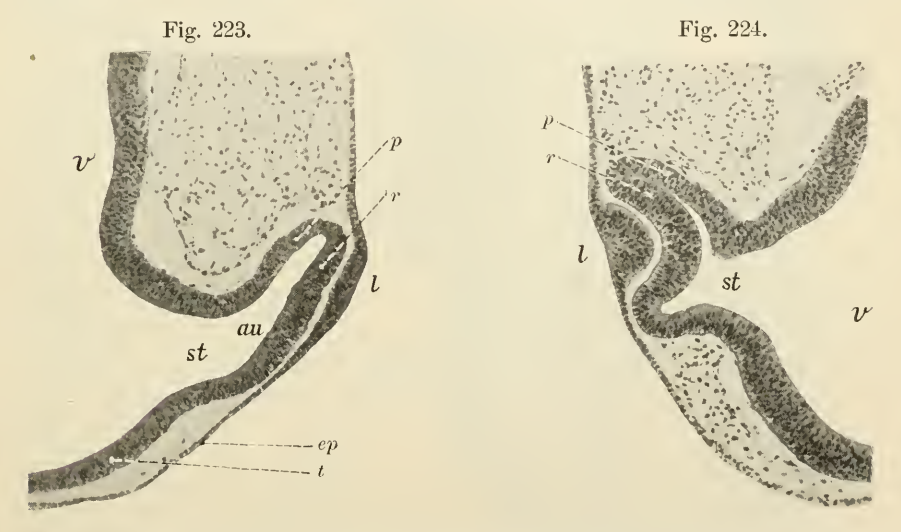


Fig. 223. Frontalschnitt der Augenblase eines Hühnerembryo aus dem letzten Drittel des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *v* Ventrikelraum des Vorderhirnes. *st* Stiel, *au* Höhle der Augenblase. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *l* Linsenplatte. *ep* Epidermis. *t* Lamina terminalis des Vorderhirns.

Fig. 224. Transversalschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 2. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *v* Vorderhirn. *st* Stiel des Augenbechers. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *l* Randteil der Linsengrube.

stammen von zwei Hühnchen, welche beide je 46 Stunden bebrütet waren. Fig. 223 bietet noch das Bild der nicht eingestülpten Augenblase und zeigt, beiläufig bemerkt, am basalen Rand den glatten Zusammenhang der distalen Blasenwand mit der Terminalplatte des Vorderhirns. In Fig. 224 dagegen, deren Schnittebene zu der der vorigen annähernd rechtwinklig steht und infolgedessen jene Beziehung zur Hirnwand natürlich nicht veranschaulicht, stellt die zum Becher eingestülpte Blase dar. Daraus folgt, daß das Flächenwachstum der peripheren Abschnitte beider Wandungen der Augenblase während der letzten Stunden des 2. Brüttages ein außerordentlich lebhaftes sein muß.

Schon im Anfang des 3. Brüttages liegen die beiden Blätter des Augenbechers im Bereich des Bechergrundes einander dicht an, im Ciliarteil dagegen bleibt bis zu Ende des 3. Tages ein Lumen des Sehventrikels erhalten. Fig. 225 ist einem 3 Tage alten Hühnerembryo entnommen, dem Stadium, wo bei 30—35 Urwirbeln der Abschluß des Linsenbläschens eben erfolgt ist; im Bereich der späteren Pars optica der Retina berühren sich Retinal- und Pigmentblatt, der Stiel dagegen und die Umschlagszone sind noch offen.

Zu Beginn des 4. Brüttages legen sich die beiden Blätter auch im Ciliarteil dicht aneinander, wie es Fig. 226 zeigt von einem Hühnerembryo des entsprechenden, in diesem Handb., Bd. I, Abt. 2, p. 98, Fig. 37i abgebildeten Stadiums.

Der Sehventrikel ist von nun ab scheinbar verschwunden, aber nicht obliteriert, sofern dies heißen soll verwachsen, denn in Wahrheit legen sich die ventrikulären Oberflächen des Retinal- und des Pigmentblattes nur lose aneinander. Im Bechergrund, d. h. soweit als das Retinalblatt zur Pars optica der Netzhaut sich ausbildet, bleibt dies lockere Kontiguitätsverhältnis zeitlebens bestehen: die Stäbchen- und Zapfenschicht einerseits und das Pigmentepithel andererseits vereinigen sich zwar funktionell zu erfolgreicher Zusammenwirkung bei der Lichtreception, sie bewahren aber bleibend ihren Charakter als Ektodermoberflächen. Dies erklärt zur Genüge die Hinfälligkeit ihrer gegenseitigen Verbindung, sowie die Schwierigkeit, Augen, embryonale wie erwachsene, zu fixieren ohne Ablösung des Retinalblattes.

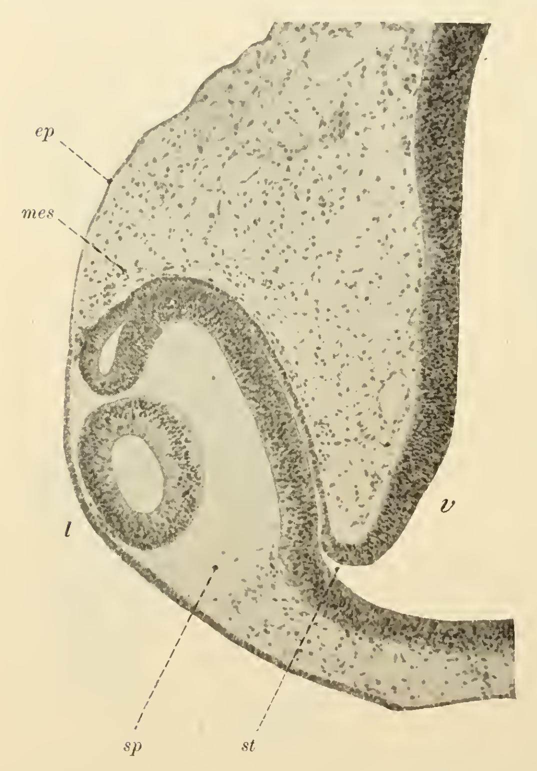


Fig. 225. Frontalschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo vom Ende des 3. Brüttages. Präp. von M. Heidenhain. Vergr. 100 : 1. *ep* Epidermis. *mes* mesodermales Gewebe. *l* Linsenbläschen. *sp* Spalte. *st* Stiel des Augenbechers. *v* dritter Ventrikel.

Die Pigmentbildung im äußeren Blatt des Augenbechers beginnt bei Hühnerembryonen um die Mitte des 4. Tages in der dorsalen Wand des Augenbechers ungefähr in der Mitte zwischen Pupillarrand und Stiel und schreitet von hier aus, wie es scheint, ziemlich gleichmäßig nach allen Seiten hin fort. Zu Ende des 4. Tages reicht die Pigmentierung distal bis zum Pupillarrand und proximal annähernd, aber noch nicht ganz bis zum Stiel, die ventrale Wandung ist merklich schwächer pigmentiert, und die Ränder der Spalte sind noch pigmentfrei.

Am 5. Tage erreicht die Pigmentierung den Stiel und greift nach UCKE's (1891, p. 20) zutreffender Beobachtung am 6. Tage sogar eine kurze Strecke weit in die äußere Wand des Augenblasenstieles über, wo sie jedoch bei älteren Embryonen wieder verschwunden ist.

Besonderes Interesse bietet das erwähnte Freibleiben der Spaltenränder von Pigment, weil es die gegen Ende des 6. Tages erfolgende partielle Verwachsung der Spalte überdauert. So bleibt auch da, wo sie verwachsen ist, als Spur der früheren Spalte noch für mehrere Brüttage der bekannte pigmentfreie Streifen zurück, welcher der richtigen Auffassung der Spalte des Augenbechers lange Zeit hinderlich war. Da nämlich die älteren Autoren (vor den 60er Jahren) die genetische Differenz von Pigmentepithel und Chorioidea noch nicht klar

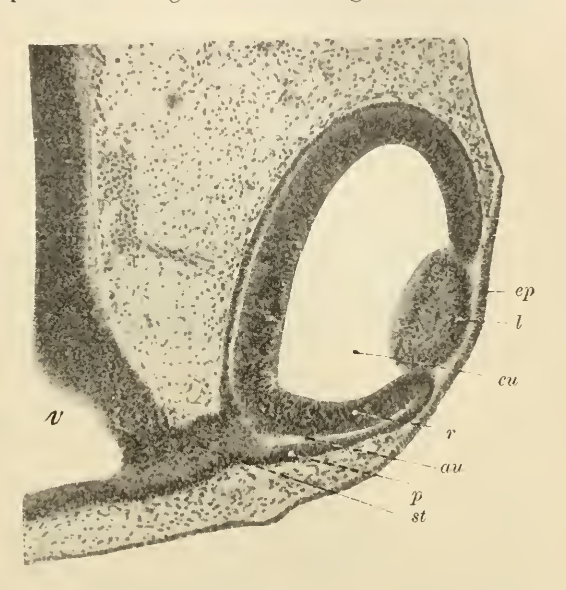


Fig. 226. Frontalschnitt durch das Auge eines Hühnerembryo aus dem Anfang des 4. Brüttages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 100:1. *ep* Epithel der Cornea. *l* Linse. *cu* Höhle des Augenbechers, Glaskörperraum (derselbe ist durch ein Versehen bei Herstellung der Autotypie abgedeckt worden, wodurch die Glaskörpersubstanz aus dem Bilde entfernt erscheint). *r* Retinalblatt. *au* Rest des Sehventrikels. *p* Pigmentblatt. *st* Stiel des Augenbechers. *v* dritter Ventrikel.

erfaßt hatten, so wurde jener pigmentfreie Streifen des Augenbechers für eine Lücke in der Chorioidea gehalten und die Bezeichnung Chorioidealspalt auch rückwärts auf die Augenbecherspalte übertragen.

Auf das partielle Offenbleiben der letzteren wird besser weiter unten einzugehen sein im Zusammenhang mit der Entwickelung des Fächers (Pecten) und der inneren Augengefäße, zu welcher die Erscheinung in Beziehung steht. Der pigmentfreie Streifen ist zunächst unabhängig davon, er erscheint auf der ganzen Strecke vom distalen Rande des Fächers bis zum Pupillarrand gleichmäßig, obschon ein kurzer Abschnitt der Ciliarzone offen, das übrige verwachsen ist. Am 9. Tage beginnt er zu verschwinden, indem nach KESSLER sowohl vom Pupillarrande wie vom Fächer her die Pigmentbildung vorrückt. In der mittleren Gegend, im Bereiche der Processus ciliares, entsprechend eben dem offenbleibenden Abschnitt der Spalte, bleibt eine feine helle Linie zunächst noch erhalten, verschwindet aber im Laufe der nächstfolgenden Tage früher oder später vollständig, obgleich es zu einer richtigen Verwachsung des betreffenden Spaltenabschnittes beim Huhn überhaupt nicht kommt.

Das Retinalblatt des Augenbechers zeigt bis in den Beginn des 7. Tages als mächtige, vielzeilige Epithelwand annähernd gleiche Dicke in seiner ganzen Ausdehnung, oder richtiger die Abnahme

seines Durchmessers nach dem Pupillarrande hin ist eine allmähliche. Im Lauf des 7. Tages wird die Stelle der späteren Ora serrata als plötzliche Verdünnung erkennbar, und schon um den 10. Tag ist die Pars caeca [1]) nur noch durch ein einzeiliges Cylinderepithel dargestellt, während die Pars optica im Gegenteil noch weiter an Mächtigkeit zunimmt.

Am 9. Tag beginnt auch die Pars caeca sich weiter zu gliedern, indem die Grenze zwischen Pars ciliaris und P. iridica erkennbar wird.

Fig. 227, vom 8. Tag, zeigt noch völlig glatten Verlauf der beiden Blätter auf der ganzen Strecke und giebt zugleich eine gute Anschauung von dem lockeren Anliegen derselben aneinander, welches hier offenbar im Präparat zu einer Ablösung und Spaltbildung geführt hatte.

Fig. 228 zeigt die Einfaltung zur Anlage der Processus ciliares und Abgrenzung der Iris, sowie einen Gefäßquerschnitt, der sich hier im umgebenden Bindegewebe, dem künftigen Irisstroma, in der Regel findet als Vorläufer des Circulus arteriosus iridis major.

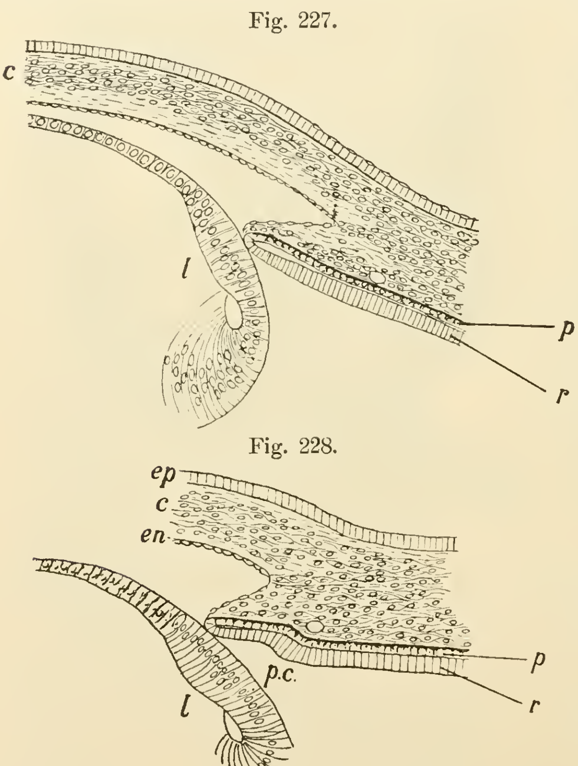


Fig. 227. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom 8. Tage. Nach Kessler. Vergr. 60:1.

Fig. 228. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom 9. Tage. Nach Kessler. Vergr. 60:1.

Die Pars ciliaris bewahrt nun bleibend ihren Charakter als einzeiliges, pigmentfreies Cylinderepithel. Die Entstehung des Processus ciliaris durch Einwärtswucherung des umhüllenden gefäßführenden Bindegewebes, deren erste Andeutungen häufig früher als Fig. 227 es annehmen läßt, schon im Lauf des 7. Tages auftreten, trägt durch Vergrößerung der Oberfläche zu der erwähnten Verdünnung der Pars ciliaris ohne Zweifel mit bei. Dies ergiebt sich besonders deutlich aus dem Nachweise, den O. Schultze (1901) zunächst allerdings für Säuger gegeben, daß die Verdünnung auf den Ciliarfortsätzen und in

1) Eine Bezeichnung für die gesamte Regio cilio-iridica des Retinalblattes war ein Bedürfnis; ich finde den von Rabl (1898, p. 532) eingeführten Namen sehr gut und übernehme ihn.

den diesen entsprechenden Meridianen hochgradiger ist, als in den Meridianen der Thäler zwischen den Fortsätzen, ein Nachweis, der auch auf die Entstehung der Ora serrata Licht wirft, da deren Zacken eben in die Verdickungen von Thalmeridianen auslaufen.

In der Pars iridica bleibt der primitive Charakter dagegen nicht erhalten wie in der Pars ciliaris, sondern, etwa vom 10. Brüttage ab, tritt in der Regel, vom Pupillarrande her beginnend, Pigmentbildung in den Epithelzellen auf, die zur Folge hat, daß nun hier das Innenblatt, d. h. die Pars iridica retinae, dem anliegenden Abschnitt des Pigmentblattes allmählich immer ähnlicher wird. Zwar bis gegen das

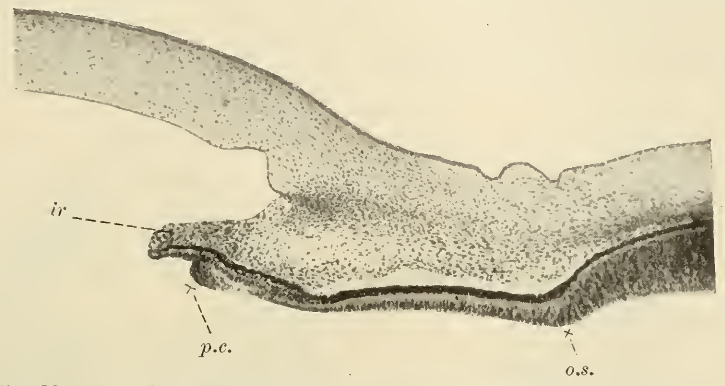


Fig. 229. Meridionalschnitt aus dem Auge eines Hühnerembryo vom Anfang des 11. Tages. Präp. von M. HEIDENHAIN. Vergr. 75:1. *ir* Iris stroma. *o.s.* Ora serrata. *p.c.* Processus ciliaris.

Ende der embryonalen Entwickelung bleiben die beiden Epithelblätter der Iris, die am Pupillarrande ineinander umbiegen, deutlich unterscheidbar, im späteren Wachstum indessen nimmt die Pigmentbildung so überhand, daß Zellen und Zellgrenzen beider Blätter, sowie die Berührungsfläche der Blätter untereinander im Pigment begraben und völlig unkenntlich werden.

Fig. 229, von einem Hühnerembryo von 10 Tagen, giebt eine Anschauung von den geschilderten Gestaltungsvorgängen: die Verdünnung des Retinalblattes an der Stelle der späteren Ora serrata; die Pars ciliaris, die sich mehr und mehr streckt und nach der Linse zu durch einen Processus ciliaris emporgehoben erscheint; die kurze Iris, deren beide Blätter noch sehr deutlich unterschieden sind, obgleich die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß im retinalen Blatt bereits Pigment vorhanden ist; und das mächtige Irisstroma, das der äußeren Fläche des Pigmentblattes anliegt.

Abweichende Befunde bei Anamniern[1]).

Cyclostomen. Ueber den Augenbecher der Petromyzonten besitzen wir Angaben von W. MÜLLER (1874), KUPFFER (1890) und UCKE (1891). Wie bei der Augenblase (s. oben p. 165), so fällt auch nun bei dem aus ihr entstandenen Becher die Kleinheit der Anlage auf.

1) Die Befunde über den Augenbecher bei Säugetieren sind wegen der nahen Beziehungen zu Blutgefäßen erst im Zusammenhang mit diesen weiter unten zu besprechen.

Fig. 230 stellt einen Schnitt durch den Kopf eines Ammocoetes dar, welcher wie der in Fig. 169 nicht quer zur Hirnachse, sondern schräg, der Horizontalen genähert, verläuft. Ein Augenbecher liegt hier noch nicht fertig vor, wir sehen den Sehventrikel noch geräumig und durch den Augenblasenstiel in weit offenem Zusammenhang mit der Gehirnhöhle. Doch haben sich die beiden Wandungen schon deutlich differenziert, das Retinalblatt, 3- bis 4mal so dick wie das Pigmentblatt, wölbt sich in den Sehventrikel vor und liegt mit seiner konkaven distalen Fläche der Linsenplatte des Ektoderm an.

Spätere Stadien bildet W. Müller ab, und aus seinen Angaben (p. 20 u. f.) ist bemerkenswert, daß sehr frühzeitig (bei Larven von 14 mm) zellenreiches Mesodermgewebe in der Becherhöhle angetroffen wurde, das sich in der Folge weiter vermehrt, so daß bei Larven von 25—45 mm Körperlänge durch die verhältnismäßig weite Becherspalte

Fig. 230. Fig. 231.

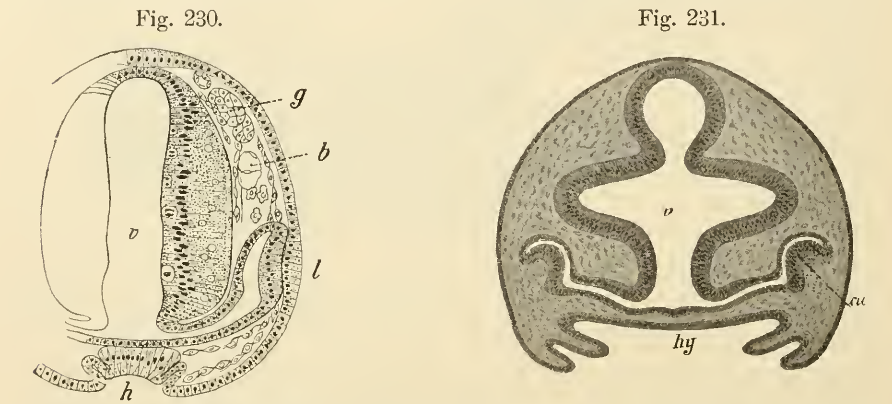


Fig. 230. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Petromyzon Planeri aus der 5. Periode. Nach Kupffer (1890). Vergr. 160:1. *b* Blutgefäß. *g* Ganglienleiste des Trigeminus. *h* Hypophysentasche. *l* Linsenplatte. *v* Ventrikel des Vorderhirns.

Fig. 231. Schnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Bdellostoma Stouti von 17 mm Körperlänge. Nach Kupffer (1900). Vergr. 68:1. *cu* Augenbecher. *hy* Hypophysentasche. *v* Vorderhirn mit Hemisphärenblasen.

ein „pilzförmig gestielter“ Glaskörperfortsatz in den Raum zwischen Linse und Retina eintritt. Bei Larven von 105 mm waren im Glaskörper keine Zellen mehr nachweisbar, und in der Folge tritt bald die Verwachsung der Becherspalte ein und schnürt den Glaskörper vom umgebenden Bindegewebe ab.

Das äußere Blatt des Augenbechers bildet W. Müller auch noch für eine 105 mm lange Larve von Petromyzon Planeri als vollkommen pigmentfrei ab. Ucke dagegen fand bei 70 mm langen Exemplaren derselben Species die dorsale, rostrale und kaudale Fläche des Augenbechers pigmentiert, dagegen die ventrale pigmentfrei bei bereits geschlossener Becherspalte. In einer etwa doppelt so langen Larve hatte sich das Pigment etwas weiter ausgebreitet, so daß die Iris auch ventral Pigment führte; die übrige ventrale Fläche war aber auch in diesem Stadium unpigmentiert.

Kupffer (1900, p. 42) hat auch vom Augenbecher eines Myxinoiden eine Abbildung mitgeteilt, welche in Fig. 231 wiedergegeben

ist. Leider enthält der Text, da die betreffende Untersuchung der Formentwickelung des Gehirns gewidmet ist, fast nichts über die Augenanlage. Aber auch das Bild allein ist interessant genug. Es zeigt einen wohlentwickelten Augenbecher mit allen Charakteren wie Dickendifferenz der beiden Blätter, Anlagerung des distalen an das proximale Blatt fast bis zum Verschwinden des Sehventrikels und eine typische Augenbecherspalte. Und dies alles findet sich in der Tiefe des reichlich umgebenden Mesodermgewebes weit entrückt vom Ektoderm, das glatt über die Gegend hinwegzieht, ohne die geringste Andeutung einer Linsenplatte. Innerhalb der Becherhöhle ist ein dichteres Gewebe angedeutet — der Verdacht, daß dies der Rest einer vorhanden gewesenen, aber degenerierten und geschwundenen Linse sein könnte, dürfte aber doch wohl ausgeschlossen sein, und so erbringt also eigentlich diese Abbildung einen recht anschaulichen Beweis für die Unabhängigkeit der Augenbecherbildung vom Auftreten der Linse.

Selachier und Amphibien. Während bei Selachiern die Umgestaltung der Augenblase zum Becher keine auffallenden Besonderheiten darbietet, sind bei Amphibien die betreffenden Befunde, welche Rabl (1898) näher verfolgt hat, recht eigenartig.

Besonders auffallend ist die außerordentlich frühzeitige Differenzierung der beiden Blätter. Vergleicht man oben Fig. 177 (Torpedo) mit Fig. 205 No. 1 (Axolotl), so sieht man, wie verschieden Selachier und Amphibien in dieser Beziehung sich verhalten. Beide Präparate zeigen die erste Anlage der Linsenplatte, die Torpedo bei 40, der Axolotl bei 24 Urwirbeln; während aber in ersterer noch nahezu gleiche Stärke der beiden Wandungen besteht, — nur der Mitte der Linsenplatte gegenüber ist die distale Wand verdickt — liegt im Amphibienembryo bereits eine überraschende Entwickelungshöhe des Augenbechers vor. Das Retinalblatt wölbt sich als eine dicke, kuchenförmige Masse, in der drei übereinanderliegende Kernreihen unterschieden werden können, proximalwärts, das Pigmentblatt dagegen besteht aus einer einfachen Lage platter Zellen. In Maßen ausgedrückt: bei dem Torpedoembryo beträgt der Durchmesser der Wand der Augenblase an beiden Blättern gleichmäßig ungefähr 0,04 mm, nur der Mitte der Linsenplatte gegenüber 0,05 mm; bei Axolotl mißt die Dicke des Retinalblattes 0,1 mm, die des Pigmentblattes 0,005 mm. Was den Sehventrikel betrifft, so möchte ich die Weite desselben in Fig. 205, No. 1 für Artefakt halten, da ich in einer mir vorliegenden Serie eines Axolotlembryo, in der das Auge die Entwickelungshöhe wie Fig. 205 No. 2 darbietet, die beiden Blätter einander anliegend finde wie in Fig. 205 No. 4.

Den Amphibien eigentümlich ist auch das zeitweise Auftreten von Pigment im Retinalblatt, auch in der Pars optica. In Fig. 205 und 206 ist es in Gestalt radiär verlaufender Körnchenreihen zwischen den Zellkernen zu erkennen. Es ist am stärksten in Stadien wie No. 1 und nimmt kontinuierlich ab, so daß es in der Pars optica nur bis zu No. 5, höchstens 6 anzutreffen ist. Im Pigmentblatt ist es anfangs spärlicher als im Retinalblatt, erst wenn es im letzteren nahezu geschwunden ist, wird es reichlicher (No. 5).

Einen wichtigen Abschnitt in der Entwickelung des Augenbechers bei Amphibien bildet das Fig. 232 abgebildete Stadium No. 6, weil hier die gegenseitige Abgrenzung von Pars optica und caeca und gleichzeitig die spezifische Ausbildung der Sehzellen beginnt.

Die Entstehung der Stäbchen und Zapfen wird, wie Rabl für Axolotl nachweist und ich für Rana temporaria bestätigen kann, erkennbar durch zuerst halbkugelige, dann mehr abgestutzt ovale Prominenzen (Fig. 232 *st*) an der ventrikulären Fläche des Retinalblattes, die durch ihre stärkere Lichtbrechung im Präparat die Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Gleichzeitig ordnen sich die benachbarten Zellkerne in eine Reihe derart, daß jeder ventrikulären Prominenz ein Zellkern entspricht. Der Bezirk, in welchem die ersten dieser Andeutungen von Stäbchen und Zapfen erscheinen, liegt, worauf Rabl (1898) wegen des physiologischen Interesses, das die Thatsache darbietet, aufmerksam macht, am proximalen Pol der Augenachse. In den Präparaten findet man an der Stelle in der Regel das



Fig. 232. Schnitt durch das Auge eines Axolotlembryo. Nach Rabl. Vergr. 145:1. *st* Anlage der Stäbchen und Zapfen.

Pigmentblatt vom Retinalblatt abgehoben, ich halte dies aber nicht für Artefakt, sondern glaube, daß es durch die Vorgänge bei der Bildung der Stäbchen bedingt ist.

Die Entwickelung der Stäbchen und Zapfen, sowie die gesamte Schichtenausbildung der Retina schreitet vom Centrum nach der Peripherie zu fort. In dem Maß, wie die Prominenzen sich über ein größeres Gebiet ausbreiten, wachsen die in der Mitte gelegenen zu flaschenförmigen Körpern aus, so daß hier bald (Fig. 206 No. 8) ein breiteres Innenglied und ein schlankeres, zartes Außenglied zu unterscheiden und (No. 9) zwischen diesen relativ plumpen Stäbchen eingeschaltet da und dort ein schmaler spitz auslaufender Zapfen zu erkennen ist. Zwischen die Außenglieder treten feine Fortsätze der Pigmentepithelzellen, so daß nun die Verbindung zwischen den beiden Blättern der Augenbecherwandung eine innigere wird.

Schon in Embryonen wie No. 8 ist die typische Schichtung der Pars optica angelegt und wird bis zum Stadium des Ausschlüpfens (No. 10) deutlicher. Den Stäbchen und Zapfen zunächst sieht man eine doppelte Reihe Kerne, die Stäbchen- und Zapfenkörner, welche wie durch einen hellen Strich, d. i. die äußere retikuläre Schicht, abgegrenzt sind gegen die 3—4 Zellkerne mächtige innere Körnerschicht. Dann folgt eine in allen Präparaten sehr auffallende, breite, helle Zone, die innere retikuläre Schicht, der entlang eine Lage größerer und mehr rundlicher Kerne die Ganglienzellenschicht darstellt. Seit dem Stadium von No. 6 waren bereits einzelne, allmählich sich mehrende, feine Nervenfasern zu konstatieren, erst im Hals des Augenbechers und Beginn des Stieles, nun (No. 8) kann neben den Kernen der Ganglienzellenschicht an der distalen Oberfläche des Retinalblattes eine zarte Opticusfaserschicht unterschieden werden.

Die Abgrenzung der Pars caeca, die erste Anlage also der Ora serrata, macht sich vom Stadium der Fig. 232 (Fig. 205 No. 6) ab als winkelige Einknickung bemerkbar. Dieser entsprechend ziehen

sich die Kerne von der Oberfläche zurück und ordnen sich zu einem einfachen, einzeiligen Cylinderepithel (No. 8 u. 10).

Zunächst stellt die Pars caeca wohl nahezu in ihrer Gesamtheit die Pars iridica vor. Später wird ihre Gliederung in Pars ciliaris und iridica angedeutet dadurch, daß die Pigmentbildung von dem am Pupillarrand verdickten Pigmentblatt übergreift und die Pars caeca soweit mit Pigment durchsetzt, wie sie später zur Pars iridica wird. Zu diesen beiden Epithellagen, welche, beide pigmentiert und am Pupillarrande ineinander umbiegend, zunächst für sich allein die Iris darstellen, kommt nun sekundär aus der Umgebung noch eine Lage mesodermalen Gewebes mit einem größeren Blutgefäß hinzu und bildet das Irisstroma. An Fig. 206 No. 8—10 kann man verfolgen, wie das betreffende, recht umfangreiche Blutgefäß seiner Lage nach anfangs mehr zur Linse zu gehören scheint und erst allmählich auf die Außenfläche der Iris herüberrückt, um hier später den Circulus arteriosus iridis zu bilden.

Die Zellteilungen, auf welchen das, wie wir gesehen, so frühzeitig einsetzende kräftige Wachstum des Retinalblattes beruht, vollziehen sich, wie in den nervösen Centralorganen, denen auch hierdurch der Augenbecher zugehörig erscheint, an der ventrikulären Fläche. Es spricht dies für die Auffassung, daß das Retinalblatt auch während seiner beträchtlichen Verdickung einstweilen den Charakter eines zwar vielzeiligen, aber einschichtigen Cylinderepithels bewahrt. Dies ändert sich im Stadium der Fig. 206 No. 8, d. h. mit der histologischen Differenzierung der Pars optica, nach welcher nur die Müller'schen Radiärfasern noch eine Reminiszenz an den Zustand einfachen Cylinderepithels sind.

Wie Rabl (1898, p. 536) nachweist, kommen in den Teilen der Pars optica, wo die Differenzierung des Neuroepithels und der typischen Schichten sich vollzogen hat, überhaupt keine Zellteilungen mehr vor, während sie früher über das ganze Retinalblatt verbreitet waren. Mit dem Vorrücken der Differenzierung wird das Gebiet der Zellteilungen immer mehr nach der Peripherie verdrängt und endlich vorzugsweise auf der Grenze von Pars optica und caeca lokalisiert. In späteren Entwickelungsstadien bildet daher diese Grenzzone, die Gegend der späteren Ora serrata, gewissermaßen eine Matrix für das Wachstum der Retina.

C. Glaskörper, Augengefässe und Schluss der Becherspalte.

Bis vor wenigen Jahren galt beinahe unbestritten die Annahme, daß der Glaskörper embryonales Bindegewebe sei, seine Entstehung, d. h. dieser Annahme entsprechend, die Eindrängung mesodermalen Gewebes in den Raum zwischen Linse und Augenblase, wurde als bestimmend angesehen für die Umgestaltung der letzteren zum Augenbecher.

Diese Darstellung rührt von Schoeler (1848, p. 21 und f.) her. Nachdem Huschke (1835, p. 279) die Augenspalte richtig beschrieben und als Einfaltung der Augenblase gedeutet hatte, bei deren Zustandekommen die Einstülpung des Linsensäckchens von den Integumentis communibus her vielleicht mitwirke, ging Schoeler einen Schritt weiter. In der Spalte, sagt er (p. 22), dringe unter und hinter der Linse, ebenfalls als ein Teil des Hautsystems, das Corpus vitreum zwischen die hintere Wand

der Linsenkapsel und die Augenblase vor, wodurch das innere Blatt der letzteren, die Retina, mehr und mehr von der Linse ab- und zurückgedrängt, und der Bulbus, bei dem raschen Wachstum des Glaskörpers, bald zu seiner eigentümlichen Kugelgestalt aufgetrieben werde.

Allgemeine Anerkennung und Verbreitung erlangte diese Darstellung durch Kölliker (A. L. II, 1861, p. 280), der, nach voller Bestätigung Schoeler's, eingehend schilderte, daß bei Hühnchen des 3. Tages und bei menschlichen Embryonen die Cutislage ohne Hornblatt an die primitive Augenblase heranwuchere und sie einstülpe, so daß der Glaskörper als kugelige Masse durch einen in der Augenspalte gelegenen Stiel mit der das Auge von unten her begrenzenden Cutislage in Zusammenhang stehe.

Nachfolgende Untersucher, wie z. B. Babuchin (1863, p. 84), haben die Schoeler-Kölliker'sche Lehre bestätigt und in der Lehrbuch-Literatur hat sie durch Jahrzehnte und bis in die neueste Zeit hinein den Platz behauptet, obgleich einzelne Beobachter Zweifel an der Richtigkeit äußerten, wie z. B. Schenk (1867, p. 486), der, obgleich er sie ausdrücklich anerkennt, doch bei Forellenembryonen findet, daß der embryonale Glaskörper aus einer gleichförmigen Masse besteht, mit welcher die den Augenspalt passierenden Gebilde des mittleren Keimblattes nicht in Zusammenhang stehen, und weiterhin Kessler (1877, p. 20—43), der sie in ausführlicher Abhandlung bekämpft und eine andere Auffassung an ihre Stelle zu setzen sucht.

Kessler geht aus von Beobachtungen an Hühnerembryonen. Er findet, daß von der Mitte des 3. Brüttages ab (vergl. oben Fig. 192—195) Glaskörperraum und Glaskörper unzweifelhaft vorhanden sind, beide aber ohne Zuthun des umgebenden Mesodermgewebes entstanden sein müssen, da letzteres nur bis in die Eingangsebene der Augenspalte vordringt, nicht aber durch diese hindurch. Den Binnenraum des Augenbechers findet Kessler „fast ganz zellenleer, ausgefüllt nur von einer äußerst zarten Masse“, die „durch stärkere Systeme als ein dichtes Netzwerk feiner und feinster, längerer und kürzerer, ganz unregelmäßig verlaufender, sich vielfach verzweigender und wieder zusammenfließender Fasern aufgelöst wird, in welchem in manchen Schnitten nicht eine einzige, in anderen ein bis höchstens drei Zellen an irgend einer Stelle des Glaskörperraumes eingebettet liegen“, Zellen, die nichts anderes seien als ausgewanderte weiße Blutkörperchen. Und diese Beschaffenheit zeige der Glaskörper nicht etwa bloß vorübergehend, sondern „von seinem ersten spurenhaften Auftreten bis an das Ende der embryonalen Entwickelung, mit der einzigen Veränderung, daß die Zellen (weiße Blutkörperchen), die vom 3.—6. Tag, wenn auch noch so spärlich, doch überhaupt vorhanden waren, vom 6.—8. Tage an gänzlich aus ihm verschwinden“.

Ganz übereinstimmend findet Kessler die Verhältnisse bei Embryonen von Reptilien, Amphibien und Knochenfischen. Auch der Glaskörper der Säugetierembryonen besitze an sich die gleiche Beschaffenheit, das Bild, das er bietet, werde ein anderes nur durch die zahlreichen, der Linse zustrebenden Blutgefäßäste, die jenen anderen Formen fehlen.

Diese Beobachtungen sind vollkommen zutreffend und unanfechtbar, schon ein Blick auf unsere oben wiedergegebenen Photogramme dürfte zu ihrer Bestätigung ausreichen. In den Schnitten Fig. 192 und 193 enthält der Glaskörperraum gar keine Zelle; Fig. 194, ein in die Augenspalte fallender Schnitt, zeigt das mesodermale Gewebe bis in die Spaltenebene, aber nicht weiter vorgedrungen, im Glaskörperraum zwei Zellen,

welche ebenso wie die in dem Schnitt Fig. 195 vorhandenen sechs, bei genauerer Prüfung ganz wohl als verirrte Lymphzellen gedeutet werden können. In allen diesen Präparaten ist der Glaskörperraum genau so, wie es KESSLER beschreibt, von einer „zarten Masse" ausgefüllt, deren etwa vorhandene faserige Struktur bei der zur Aufnahme verwendeten 100fachen Vergrößerung natürlich nicht zu erkennen ist.

Daß KESSLER's Beobachtungen trotz ihrer objektiven Richtigkeit scheinbar gar keinen Erfolg, wenigstens keinen Einfluß auf die herrschende Lehrmeinung gehabt haben, erklärt sich zum Teil wohl daraus, daß der Autor in allzu bestimmter Form eine hypothetische Deutung seiner Befunde aufstellte, welche von vornherein unannehmbar erscheinen mußte. Er hält nämlich die zarte Masse des embryonalen Glaskörpers einfach für ein bei der Abtötung und Fixierung der Embryonen entstehendes Gerinnsel aus einer Flüssigkeit, die den Glaskörperraum ausfülle, genau so wie die Cerebrospinalflüssigkeit das Lumen des Medullarrohres, Blutplasma den Gefäßraum oder Lymphe die Bindegewebsinterstitien. Der Glaskörper wäre also vollkommen strukturlos und nichts anderes als eine eiweißhaltige Flüssigkeit, — daß diese Behauptung keinen Anklang fand, ist begreiflich, hatte doch schon K. E. v. BAER (A. L. I, 1828, p. 77) auf die Dickflüssigkeit des Glaskörpers bereits bei 4-tägigen Hühnerembryonen hingewiesen.

So wurde denn mit der Theorie auch das Beobachtungsergebnis KESSLER's ad acta gelegt. Immerhin erscheint es nicht ausgeschlossen, daß gleichwohl in der neuesten Wendung, die die Frage genommen hat, doch auch ein Keim aus KESSLER's Arbeit mit wirksam gewesen ist, jedenfalls gebührt ihm das Verdienst, als erster die Doktrin von der rein mesodermalen Entstehung des Glaskörpers durchbrochen zu haben.

Diese neueste Wendung datiert eigentlich seit 1897, wo TORNATOLA auf dem Kongreß zu Moskau seine erste Mitteilung machte, sie wurde aber erst in den folgenden Jahren allgemein bekannt. Denn wie SCHOELER durch KÖLLIKER, so wurde TORNATOLA durch RABL in helles Licht und das Problem in die Mitte des Interesses gerückt. Es folgten sich rasch die Arbeiten von RABL (1900, 1903), FISCHEL (1900), ADDARIO (1902), VAN PÉE (1902), v. LENHOSSÉK (1903), CIRINCIONE (1903), v. ZZILY (1904) und last not least — v. KÖLLIKER (1903, 1904); denn, was in der Geschichte unserer Wissenschaft gewiß ein seltenes Vorkommnis sein dürfte, derselbe ausgezeichnete Forscher, der vor 44 Jahren SCHOELER's Doktrin der Hyalogenese aus Bindegewebe zu allgemeiner Geltung brachte, er steht auch heute noch in der Front und hat nun zur Begründung der neuen Lehre von der ektodermalen Herkunft eine eingehende Arbeit geliefert, die sich durch vorsichtige Würdigung der verschiedenen, bei der Glaskörperbildung zusammenwirkenden Vorgänge auszeichnet.

Der Vorgang der Glaskörperbildung scheint ein komplizierter zu sein, und es läßt sich mit Wahrscheinlichkeit erkennen, daß zwei Gewebsqualitäten ihre Rolle dabei spielen.

Man wird einen primitiven Glaskörper unterscheiden müssen, welcher in der That ektodermaler Natur ist, und einen definitiven, dessen Eigenschaften ganz wesentlich durch die Mitwirkung mesodermalen Gewebes begründet werden.

Der primitive Glaskörper ist ein Produkt des Retinalblattes des Augenbechers und tritt an dessen distaler Oberfläche auf, sobald dieselbe beginnt, sich von der ihr bis dahin unmittelbar anliegenden Linse zu entfernen. Zunächst beteiligt sich das ganze Retinalblatt;

sobald aber die Pars optica ihre histologische Differenzierung vollzogen und gegen die Pars caeca sich abgegrenzt hat, dauert der Prozeß nur in der letzteren fort, wird hier aber deutlicher feststellbar und liefert in späteren Perioden nicht nur Zuwachs zum definitiven Glaskörper, sondern vor allem die Fasern der Zonula ciliaris.

Mit dem Beginn der Differenzierung der Pars optica zeitlich zusammentreffend, oder derselben schon vorangehend, war inzwischen ein neues Element in der Höhle des Augenbechers erschienen in Gestalt eines von Bindegewebszellen begleiteten Blutgefäßes, das in der Achse der Becherspalte in den bisher nur von dem primitiven Glaskörper ausgefüllten Raum mehr oder weniger weit eindringt.

Beide Gewebe scheinen sich von nun an auf's innigste miteinander zu verbinden, derart, daß eine neue Gewebseinheit, der definitive Glaskörper, aus ihrer Verbindung entsteht, dessen Charakter jedoch begreiflicherweise nicht durch die äußerst zarte und hinfällige ektodermale Grundlage, sondern durch den kräftigen mesodermalen Einbau bestimmt wird.

Zum Verständnis der betreffenden Vorgänge ist die Entwickelung der Augengefäße von grundlegender Bedeutung, zu deren Untersuchung wir uns wenden.

Blutgefäße des embryonalen Auges.

Den Ausgangspunkt für alle Blutbahnen des Auges bildet jenes primitive Netz von Kapillaren, welches die Augenblase alsbald nach ihrer Anlage umspinnt, soweit sie von Mittelblattgewebe eingehüllt wird. In allen oben wiedergegebenen Photogrammen nach Schnitten der Augenblase und des embryonalen Auges (z. B. Fig. 190—195) sind die Querschnitte dieser frühesten Augengefäße zu erkennen als Lumina in dem umgebenden Bindegewebe.

Dieses Netz ist ganz allgemein die unmittelbare Grundlage des Ciliar- oder Aderhautgefäßsystems (Aa. ciliares posteriores breves et longae, Aa. ciliares anteriores), welches im embryologischen Sinne, weil außerhalb des Augenbechers bleibend, als das System der „äußeren Augengefäße“ (H. Virchow, 1901, p. 775) bezeichnet werden kann. Im Bereich der Pars optica der Netzhaut erhält sich das primitive Netz gewissermaßen unverändert, nur mächtig entfaltet, als Choriocapillaris.

Eine selbständig werdende Abzweigung des umhüllenden Netzes bilden diejenigen Gefäße, welche durch die Becherspalte in den Glaskörperraum eintreten und daher im embryologischen Sinne als die „inneren Augengefäße“ zusammenzufassen sind. Sie bilden entwickelungsgeschichtlich eine einheitliche Gruppe, die als das System der Arteria hyaloidea [1]) im weiteren Sinne des Wortes bezeichnet werden könnte, zerfallen aber in relativ selbständige Bezirke, welche durch die Benennung zu sondern sind.

---

1) Der Gebrauch dieser Benennung ist ein wechselnder, bald versteht man darunter den ganzen durch die Becherspalte eintretenden Gefäßstamm, bald nur den bei Säugetierembryonen zur Linse verlaufenden Ast. Ich meine mit H. Virchow, daß sie in der letzteren Bedeutung nicht mehr gebraucht werden sollte. Ich möchte aber nicht die Henle'sche Bezeichnung A. capsularis aufnehmen, weil in dieser noch ein Rest der alten Gebietstrennung in capsulär und pupillär enthalten ist, und weil, abgesehen hiervon, die Arterie nicht der Kapsel, sondern der Linse selbst Nahrungsmittel zuführt und wir das die Linse umspinnende Gefäßnetz nicht mehr Capsula, sondern mit Kessler und O. Schultze Tunica vasculosa lentis nennen.

H. Virchow unterscheidet oberflächliche und tiefe Gefäße. Ich möchte die gleichen Gruppen lieber als peripher und axial unterscheiden und nenne axial solche Gefäße, die in der Achse der Einstülpungsfurche der Augenblase bleiben und entweder in Organen der Bechernaht endigen, oder zur Linse treten; dagegen peripher solche, die vom axialen Stamm im Halse des Augenbechers als Aeste abgehend sich verzweigen entweder in mehr oder weniger oberflächlichen Lagen des Glaskörpers oder in der Netzhaut.

Dies ergiebt also vier Systeme oder Bezirke, in die das System der A. hyaloidea zerfällt:

Art. hyaloidea	I. axial bleibend	1. Gefäße der leisten- oder fächerähnlichen Bildungen in der Augenbechernaht.
		2. Arteria lentis.
	II. peripher abzweigend	3. Vasa hyaloidea propria.
		4. Netzhautgefäße.

Das System der Ciliar- oder Aderhautgefäße verhält sich in der Reihe der Wirbeltiere im wentlichen gleichförmig und bietet auch entwickelungsgeschichtlich, da es sich der Gliederung der Augenbecherwand in Pars optica, ciliaris und iridica in entsprechenden Modifikationen anpaßt, kein besonderes Interesse.

Ganz anders steht es mit den Systemen der inneren Augengefäße. Sie zeigen bei den verschiedenen Klassen eine zum Teil bis in die Ordnungen und Familien herabreichende, außergewöhnliche Mannigfaltigkeit, bedingt hauptsächlich durch die Vielgestaltigkeit der Bildungen, die sich in der Gegend des Sehnerveneintrittes und der Augenbechernaht vorfinden. Diese Bildungen sind durch die Untersuchungen und kritischen Erörterungen H. Virchow's (1882, 1885, 1901) unserem Verständnis oder wenigstens unserer Kenntnis wesentlich näher gerückt worden, bergen aber immer noch unendlich viel des Rätselhaften.

Zur leichteren Uebersicht wollen wir die Wirbeltiere im Hinblick auf das Verhalten der inneren Augengefäße und der mit diesen in Zusammenhang stehenden Gebilde in mehrere Gruppen verteilen: 1) solche, bei denen die inneren Augengefäße gar keine nennenswerte Entwickelung gewinnen, es sind: Cyclostomen, Selachier, Knorpelganoiden, Dipnoer, urodele Amphibien; 2) solche, bei denen nur Vasa hyaloidea propria sich bilden: Knochenganoiden, anure Amphibien; 3) solche, bei denen die axialen Bildungen an der Augenbechernaht in geringerem oder größerem Maße sich entfalten, daneben aber auch Vasa hyaloidea propria vorkommen können: Teleosteer, Reptilien, Vögel; 4) solche, die die Arteria lentis und Vasa hyaloidea propria embryonal besitzen, aber wieder verlieren, dagegen als bleibende Bildung Netzhautgefäße entwickeln, in deren ausschließlichen Dienst der zuführende Hauptstamm tritt: Säugetiere.

Ganz allgemein findet man bei Embryonen derjenigen Stadien, in die die Bildung und Ausgestaltung des Augenbechers fällt, ventral vom Augenblasenstiel, diesem ungefähr parallel, einen Gefäßplexus von der Hirnbasis her nach der Augenblase verlaufend, und innerhalb desselben oder an seiner Stelle nicht selten ein einzelnes Blutgefäß, das durch seinen relativ großen, manchmal annähernd kreisrunden Querschnitt zwischen den kleineren und unregelmäßigeren Gefäßlichtungen der Umgebung die Aufmerksamkeit auf sich zieht. Wo sich, z. B.

bei Vogel- und Säugerembryonen, der Stiel in der Nähe des Bechers an seinem ventralen Umfang rinnenartig einzieht, da erhebt sich auch dieses Gefäß mehr dorsalwärts und kommt in die Ebene der Augenbecherspalte zu liegen.

Dieses Gefäß repräsentiert in erster unscheinbarer Anlage den Stamm der Arteria hyaloidea. Dasselbe war schon den älteren Autoren bekannt, wurde von Kölliker (1861, p. 279) abgebildet und ist besonders eingehend von Kessler (1877, p. 22, 35, 74) besprochen worden als dorsal gelegener, arterieller Schenkel einer in der Augenbecherspalte verlaufenden Gefäßschlinge, welche unter der Linsenanlage umbiegend in einen ventral gelegenen, rückläufigen Schenkel übergehe. Der letztere, venöse Teil verliert sich in das umspinnende Netz der äußeren Augengefäße und ist nicht ohne weiteres nachweisbar, wohl aber der zuführende Schenkel. Dieser könnte zweckmäßigerweise als die primitive Augenbecherarterie (Art. cupulae opticae) bezeichnet werden, sie bildet die Grundlage, aus der das gesamte System der inneren Augengefäße hervorgeht.

Selachier. Bei Torpedoembryonen ist die primitive Augenbecherarterie zwar frühzeitig angelegt, aber zunächst durch eine Art von Geflecht vertreten. Bei Embryonen von 12 bis 14 mm Körperlänge (Balfour-Stadium L) hebt sich ein stärkeres Gefäß bereits hervor, ist aber stellenweise doch noch unregelmäßig geflechtartig. Dies zeigt der Frontalschnitt Fig. 233, wo das Gefäß an der ventralen Fläche des Augenblasenstiels auf der ganzen Strecke vom Rande der Abbildung links unten bis zum Beginn der Becherspalte zu verfolgen ist. Der Sagittalschnitt Fig. 234, von einem ungefähr gleichaltrigen Embryo, hat das distale Ende der in Rede stehenden Gefäßschlinge getroffen; in den distalwärts folgenden Schnitten ist kein Gefäßlumen und bald überhaupt kein Bindegewebe mehr in der Spalte vorhanden. Auch der Frontalschnitt, Fig. 233,

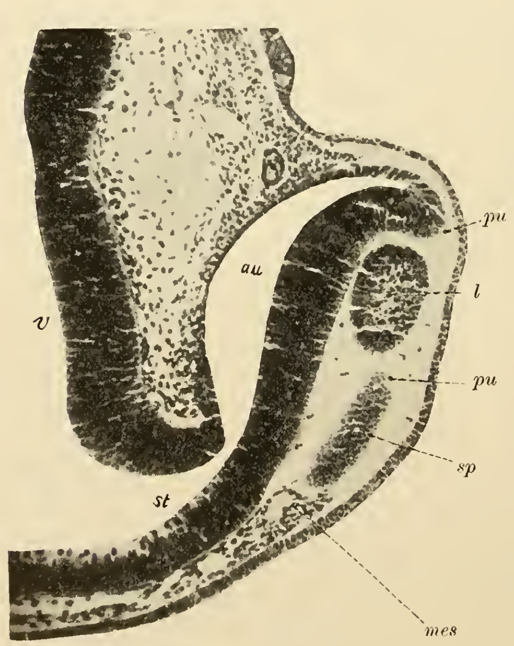


Fig. 233. Frontalschnitt durch das Auge eines Embryo von Torpedo marmorata von 14,5 mm Länge, 71 Urwirbel. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *l* Linse. *mes* Mesodermgewebe mit dem Augenbechergefäß im proximalen Teil der Becherspalte. *pu* Pupillarrand des Augenbechers. *sp* rostrale Lippe der Augenbecherspalte, durch den Schnitt gestreift. *st* Ventrikel im Augenblasenstiel. *v* Ventrikel des Zwischenhirns.

zeigt dies gut: die Becherspalte sowohl wie der ganze Umfang der Ciliar- und Pupillarzone des Bechers ist von Mittelblattgewebe noch frei, in den proximalen Teil der Spalte drängt es sich als Träger des Augenbechergefäßes keilförmig ein.

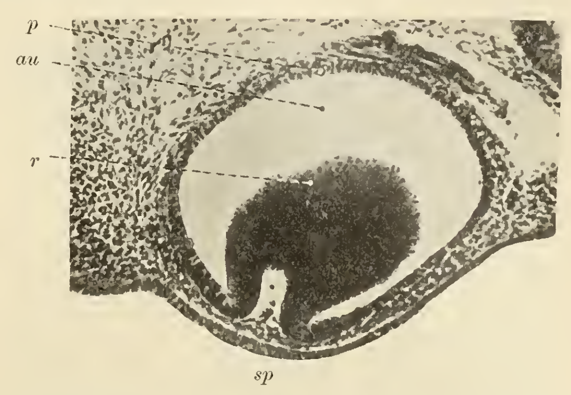


Fig. 234. Sagittalschnitt durch den Augenbecher eines Embryo von Torpedo marmorata von 13,5 mm Länge, 71 Urwirbel. Präp. von A. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Sehventrikel. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *sp* Proximaler Teil der Augenspalte, darin ein Bindegewebskeil mit dem Ende der Gefäßschlinge, sowie eine in den Becherhohlraum getretene mesodermale Zelle.

Dieser gefäßführende Bindegewebsfortsatz gewinnt vorübergehend eine recht ansehnliche Entfaltung.

Zunächst, bei Torpedoembryonen von 16 mm Körperlänge (Balfour-Stadium M) ist nur das Blutgefäß stärker und reicht, dem Stiel noch unmittelbar anliegend, tiefer in die Spalte, das begleitende Gewebe ist noch sehr spärlich.

Bei Embryonen von 21—23 mm Körperlänge (Balf.-Stad. N) dagegen ragt ein bindegewebiger, gefäßreicher Wulst von der Spalte aus in den Glaskörperraum hinein. Die Basis desselben steckt in einem Abschnitt der Spalte, deren Ränder so nahe beisammen liegen, daß nur eine sehr dünne Platte von Bindegewebe zwischen ihnen hindurchtreten kann. Rechtwinklig zur Spalte geschnitten zeigt das Gebilde einen etwa birn- oder beutelförmigen Umriß, bei welchem Vergleich der Stiel der Birne in der Spalte wurzelt. In Längsschnitten, die der Spalte parallel laufen, bietet die Gestalt des Wulstes eine gewisse Aehnlichkeit mit der Crista galli eines menschlichen Schädels, die rasch ansteigende Höhe proximal, das allmählich flach verstreichende Ende distalwärts gekehrt. An seiner ganzen Oberfläche steht das Gewebe des Wulstes in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Glaskörper.

Proximal reicht das Gebilde nicht bis an den Spaltengrund, wo der Sehnerv in das Retinalblatt des Augenbechers sich fortsetzt, sondern hier treten jetzt die Spaltenlippen, dem Sehnerv sich dicht anlegend, unmittelbar aneinander, so daß sie sich bei einem Embryo von 21 mm Körperlänge auf einer Strecke von ungefähr 0,050 mm bis zu scheinbarer Verschmelzung dicht berühren; erst in dieser Entfernung vom Spaltengrund beginnt das Bindegewebe einzutreten. Bei einem Embryo von 23 mm beträgt der betreffende Abstand ungefähr 0,090 mm. Der Verschluß der Spalte beginnt also am proximalen

Ende und schreitet distalwärts fort, wie auch de Waele (1900) angegeben. Die Länge des Spaltenabschnittes, in dem der Wulst sitzt, beträgt bei Embryonen von 21 mm Körperlänge ungefähr 0,270 mm und die des distalwärts folgenden Abschnittes bis zum Pupillarrand ebenfalls ungefähr 0,270 mm. In Fig. 235 ist der Wulst zum Teil in

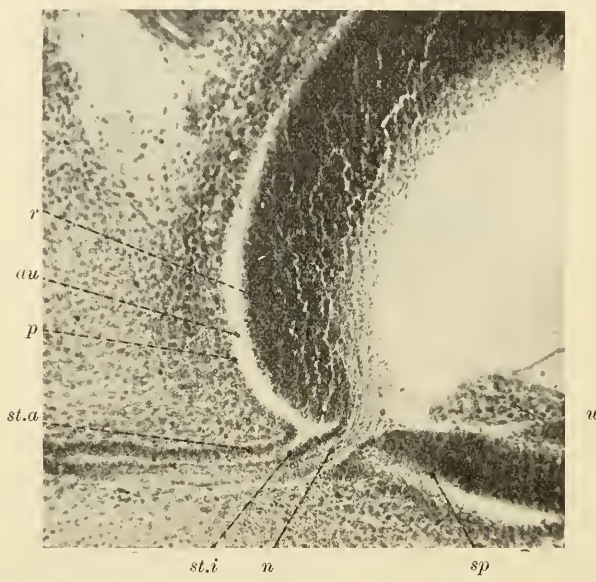


Fig. 235. Querschnitt des Auges einer Torpedo ocellata von 21 mm Länge. Präp. von M. Froriep. Vergr. 100:1. *au* Rest des Sehventrikels. *n* Sehnervenfasern. *p* Pigmentblatt. *r* Retinalblatt. *sp* Ventral-rostrale Lippe der Becherspalte. *st.a* äußere, *st.i* innere Wand des Augenblasenstiels. *w* Wulst in der Spaltennaht, schräg geschnitten.

den Schnitt gefallen, und obgleich das Präparat nicht hierfür ausgewählt wurde, giebt es doch eine, wenn auch nur unvollständige, Anschauung von dem Gebilde; insbesondere ist der Gefäßreichtum zu erkennen, da die Kerne der Blutkörperchen kleiner und dunkler gefärbt sind als die Bindegewebskerne des Wulststromas.

Lage, Gestalt, Struktur und Beziehung zu dem axialen Gefäß des Augenbechers — dies alles legt den Gedanken nahe, daß hier das Rudiment eines mit der Leiste (Processus falciformis) der Knochenfische verwandtes Gebilde vorliegt. Das spätere Schicksal desselben habe ich nicht verfolgt, doch darf wohl angenommen werden, daß es schon ontogenetisch schwindet, da nach übereinstimmenden Angaben das Selachierauge kein derartiges Organ besitzt.

Teleosteer. Innerhalb der Gruppe der Knochenfische spielen dagegen hierhergehörige Einrichtungen eine große Rolle. Campanula Halleri und Processus falciformis, seit alter Zeit vielbesprochene Gebilde, für welche H. Virchow (1882), wie ich glaube, sehr glücklich, die sachgemäßen Bezeichnungen Linsenmuskel und Leiste eingeführt hat, stehen höchst wahrscheinlich zu demselben Bildungsmaterial in Beziehung, das bei Torpedoembryonen den oben beschriebenen Wulst liefert. Es ist im engeren Sinne die Leiste, die in Betracht kommt, da der Linsenmuskel nach Nussbaum's (1899,

1901) Entdeckung sich aus Epithelzellen der Spaltenränder des ciliaren Teils der Augenbecherspalte entwickelt.

Die Leiste besteht, ebenso wie jener Wulst, aus Bindegewebe, das durch die Netzhautspalte hindurch in den Glaskörperraum hineinragt. Wie der Wulst, so steht auch die Leiste mit dem Glaskörpergewebe so innig in Zusammenhang, daß, nach VIRCHOW's Ausdruck, es eine ausgesprochene Grenze zwischen beiden nicht giebt. Und endlich wird auch die Leiste von einem Blutgefäß versorgt, das von H. VIRCHOW der Glaskörperarterie gleichgesetzt wird, also ebenfalls jener Blutbahn homolog gelten darf, welche wir bei den besprochenen Torpedoembryonen als axiales Augenbechergefäß durch die Spalte in den Wulst vordringen sahen.

Aus der Gestalt der in Frage stehenden Gebilde kann über ihre Verwandtschaft nichts sicheres gefolgert werden, weil einerseits dieselbe in der Reihe der untersuchten Teleosteer beträchtliche Variationen zeigt und andererseits der Wulst zunächst nur von Torpedo bekannt ist, also möglicherweise innerhalb der Selachier ebenso stark variiert. Uebrigens fehlt die Form, die der Wulst bei Torpedoembryonen darbietet, in der von H. VIRCHOW aufgestellten Reihe von vier bei den Teleosteern verwirklichten Modifikationen nicht: proximal hoch und distal niedrig, wie H. VIRCHOW die Leiste im Auge des Thunfisches gefunden, so stellt sich auch der Wulst des embryonalen Auges vom Zitterrochen dar, also im Vergleich mit dem typischen Processus falciformis der Salmoniden, dessen bedeutendere Höhe distal gelegen ist, als eine in entgegengesetzter Richtung gestellte Falx.

Reptilien. Während bei Amphibien von axialen Gebilden im Augenbecher nichts bekannt ist, weder im fertigen Zustande noch bei Embryonen, sind die Reptilien mit einzelnen Ausnahmen im allgemeinen damit versehen, jedoch in sehr verschiedenem Grade der Ausbildung. Die typische Gestalt des wohlentwickelten Organs im fertigen Zustande ist hier ein konischer Zapfen, der wie eine Verlängerung der Papilla nervi optici, an der Basis den gleichen Durchmesser wie dieser habend, in den Glaskörperraum vorragt. Diese Form findet sich jedoch, wie es scheint, nur bei Sauriern, am besten ausgebildet bei Lacerta, während die drei übrigen Ordnungen nur Rudimente davon aufweisen, die wiederum mancherlei Verschiedenheiten zu bieten scheinen.

Alle diese Modifikationen wurden in der Literatur bisher mit den auf ihre Gestalt durchaus nicht passenden Namen Pecten, Fächer, Kamm belegt, lediglich wegen ihrer verwandtschaftlichen Beziehung zu dem gleichnamigen Organ im Vogelauge; es ist ein Verdienst H. VIRCHOW's, die sehr passenden Bezeichnungen Zapfen für das voll entwickelte Organ, wie es sich z. B. bei Lacertiliern findet, Polster für das Rudiment des Gebildes bei anderen Formen vorgeschlagen zu haben.

Gegenüber der oben besprochenen Leiste der Teleosteer zeigen alle die hier in Betracht kommenden Bildungen den großen Unterschied, daß die Becherspalte sich nicht wie dort als Basis des Gebildes erhält, sondern im Gegenteil frühzeitig verwächst, so daß das fertige Organ, wie erwähnt, ausschließlich auf der Sehnervenpapille wurzelt.

Der Schluß der Bechernaht beginnt an der Papille und rückt distalwärts fort. So kommt es, daß das axiale Blutgefäß, das bei

jüngeren Embryonen in der Becherspalte lag (siehe oben Fig. 216) nach innen verlegt wird und nun jeweils auf der Strecke, soweit der Spaltenschluß vorgerückt ist, frei durch den Glaskörperraum verlaufen muß bis zu der Stelle, wo es, in einem allmählich größer werdenden Abstand von der Papille, durch das blinde Ende des noch erhaltenen Teils der Spalte nach außen durchtreten kann. Bei einem Lacerta-Embryo von ungefähr 5 mm Körperlänge und nahezu 1,5 mm Augendurchmesser, der mir in einer sagittalen, zum Verlauf des Augenbechergefäßes rechtwinkligen Serie vorliegt, verläuft dieses letztere frei durch den Glaskörper auf einer Strecke von ungefähr 0,6 mm in ganz flachem Bogen ungefähr auf das untere Drittel der Linse hin gerichtet; in der Nähe der letzteren angekommen, biegt es dann in stumpfem Winkel abwärts, tritt an das Retinalblatt, das hier noch mächtig ist und von der Spalte keine Spur erkennen läßt, und verläuft an diesem 0,080 mm weiter, bis es sich hier, wo die Dickenabnahme des Retinalblattes die Grenze von Pars optica und Pars ciliaris anzeigt, in den Spaltenschlitz einsenkt, den es auf einer Strecke von ungefähr 0,060 mm zum Durchtritt in Anspruch nimmt. Nach dem Durchtritt verliert es sich in dem Netz der äußeren Augengefäße.

Distalwärts von der Durchtrittsstelle ab liegen die Spaltenlippen zunächst noch eine, dem Rest der Pars ciliaris entsprechende Strecke von ungefähr 0,040 mm locker aneinander, weiterhin aber, auf einer Strecke von 0,100 mm, wo die Pigmentierung auch des Innenblattes die Pars iridica anzeigt, so dicht, daß es in einzelnen Schnitten den Anschein hat, als ob die Verwachsung begonnen. Kessler (1877, Fig. 80) bildet den Frontalschnitt eines annähernd gleichaltrigen Eidechsenauges ab, in welchem sich alles ungefähr ebenso verhalten zu haben scheint, nur wird angegeben, daß der distalwärts vom Gefäßdurchtritt gelegene Abschnitt der Spalte schon spurlos verwachsen gewesen sei. Da die Schnittrichtung dort parallel zur Spalte verlief, so wäre es denkbar, daß ein vorhandener Spaltenrest sich der sorgfältigsten Beobachtung entzogen hätte, und ich möchte dies fast glauben, weil ich auch noch in älteren Embryonen einen Rest der Spalte im Ciliarteil gesehen habe und vermuten möchte, daß dieser erst zugleich mit der Obliteration des Gefäßdurchtrittes verschwindet. In welche Entwickelungszeit dieser letztere Vorgang fällt, kann ich nicht angeben. Bei nahezu ausgetragenen Embryonen von Lacerta vivipara finde ich keine Spur mehr von jener Verbindung mit der Augenwand, sondern einen ziemlich nahe an der Linse, aber frei im Glaskörperraum endigenden Zapfen. H. Virchow (1901, p. 830) giebt für eine ausgewachsene Eidechse an, daß der Abstand von Zapfen und Linse sich zur Länge des ersteren verhalten habe wie 1 : 5.

Der embryonale Zapfen besteht aus einem Strang, in dessen Achse das primitive Augenbechergefäß von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach der geschilderten Durchtrittspforte auf der Grenze von Pars optica und ciliaris verläuft. Der Gefäßquerschnitt nimmt in proximal-distaler Richtung zu, so daß er auf der Ciliargrenze das Vielfache des Querschnittes an der Sehnervenpapille beträgt.

Die Gefäßlichtung enthält in allen Schnitten Blutkörperchen und die zarte Gefäßwand ist überall deutlich. Dieser unmittelbar anliegend umgeben relativ große Bindegewebszellen das Gefäß und entsenden feine Ausläufer in den umgebenden Glaskörper hinein, in welchem in größeren Abständen ähnliche, ebenfalls mit feinen Ausläufern ver-

sehene Bindegewebszellen verteilt sind. Zapfen und Glaskörper erscheinen durchaus als einheitliches Organ.

Vögel. Die höchste Ausbildung und damit zugleich eine gewisse Gleichförmigkeit innerhalb der Klasse zeigt das Organ der Augenbecherspalte bei den Vögeln, wo es als Pecten, Kamm, Fächer, und von älteren Autoren, wie z. B. Home (1822), auch als Marsupium bezeichnet wird. H. Virchow betont mit Recht, daß von diesen Namen „Fächer“ der allein zutreffende ist.

Das Gebilde besteht im fertigen Zustand aus einer vierseitigen, gefäßreichen und stark pigmentierten Bindegewebsplatte, deren unterer, in der Bulbuswand wurzelnde Rand länger ist als der obere, freie. Dadurch nun, daß die ganze Platte in mäandrisch regelmäßige Falten gelegt ist, welche, im allgemeinen senkrecht verlaufend, vom freien Rande nach der Basis zu divergieren, läßt sich das Ganze einem umgekehrt, d. h. mit dem freien Rande aufgesetzten Fächer vergleichen, wie man einen solchen etwa aus einem „hin- und hergebogenen Papierblatt“ (H. Virchow) herstellen kann. Die Vergleiche mit Wellblech (Nussbaum) oder einer Halskrause (Leuckart) erläutern die Gestaltung ebenfalls, der letztere besonders, wenn man an jene Krausen denkt, deren Falten am freien Rande festgenäht waren, denn auch den Fächer kann man infolge einer Verwachsung der Falten am freien Rande nicht entfalten, ohne den freien Rand vorher abzutrennen.

Dieses Gebilde nun sitzt in einem, vom Sehnerveneintritt aus lateral- und rostralwärts verlaufenden Schlitz in der Bulbuswand und erhebt sich frei in den Glaskörper hinein. Der Schlitz ist nichts anderes als das Durchtrittsgebiet des Sehnerven, welcher bei Vögeln nicht in einer ungefähr kreisförmigen Papille eintritt, sondern, die Wand schräg durchsetzend, einen mehr oder weniger ausgedehnten Abschnitt der Augenbecherspalte in Anspruch nimmt und dadurch dauernd erhält.

Auf den ersten Blick scheint hierin eine Differenzierung vorzuliegen gegenüber den Reptilien mit ihrer kreisförmigen Papille und dem dieser entsprechenden Zapfen. Nach H. Virchow (1901, p. 831) tritt aber der Zapfen der Lacertilier in zwei Modifikationen auf, entweder mit kleiner auf die Papille beschränkter, oder aber verhältnismäßig weit distalwärts fortgesetzter Basis, in welch letzteren Fällen ein blattartiges Gebilde entstehe. Da liegt der Gedanke nahe, ob nicht in diesen Fällen die Papille der Zapfenbasis entsprechend ebenfalls distalwärts fortgesetzt war, und somit innerhalb der Reptilien schon Uebergänge zum Typus des Sehnerveneintrittes bei den Vögeln vorkommen.

Die Ontogenese jedenfalls spricht für die Homologie des Fächers nicht bloß mit dem Zapfen der Reptilien, sondern auch mit der Leiste der Knochenfische und dem Wulst der Selachier. Denn auf frühen Entwickelungsstufen bietet auch der Fächer den beschriebenen Befunden jener Formen sehr ähnliche Bilder.

Das axiale Augenbechergefäß liegt bei Hühnerembryonen des 4. und Anfang des 5. Tages noch unterhalb der Höhe, in der die Spaltenlippen aneinander treten. Von der Mitte oder dem Ende des 5. Tages ab findet man es oberhalb dieser Linie: es ist jetzt, umgeben von Mittelblattgewebe, ins Innere des Bechers aufgenommen und stellt hier in der Furche, welche die Spaltenlippen miteinander bilden, einen flachen Wulst dar.

Im Laufe des 6. Tages erhebt sich dieser Wulst nun mehr und mehr, so daß er in entsprechenden Schnitten einen ähnlichen Umriß zeigt wie der Wulst des oben beschriebenen Torpedoembryo, jedoch schlanker, nicht wulstig anschwellend, sondern wie der Durchschnitt einer plan-parallelen Platte, nur am freien Rande ein wenig verdickt. Wie der Wulst der Torpedoembryonen, so hängt auch diese Platte mittelst eines verdünnten Teiles an ihrer Basis durch die Becherspalte hindurch mit dem umgebenden Bindegewebe zusammen. Das Augenbechergefäß erhält sich an der Basis der Platte, doch treten daneben auch andere kleine Gefäßlichtungen auf, am häufigsten eine in der Verdickung am freien Rande.

Eine weitere Uebereinstimmung mit dem Befunde bei Torpedo ist auch der Umstand, daß diese früheste Anlage des Fächers proximalwärts nicht bis an den Sehnerven reicht. Die Nervenfasern sind noch auf den Grund der Spalte beschränkt, wo sie sich in trichterförmiger Anordnung aus dem Retinalblatt sammeln. Die Spaltenlippen umfassen nun dieses Nervenbündel in unmittelbarer Anlagerung und treten für eine kurze Strecke dicht aneinander; dann erst folgt die Gegend, wo sie durch das sich zwischendrängende Gewebe der Fächeranlage wieder getrennt werden.

Distalwärts nimmt diese letztere allmählich an Höhe ab, so daß schließlich, noch im Bereich der Pars optica, das Augenbechergefäß wieder flach in der Spaltenfurche verläuft; am Rande der Pars ciliaris tritt es, wie bei Lacerta-Embryonen, nach außen durch. Von dieser Stelle ab bis zum Pupillarrand liegen die Spaltenlippen aneinander, sind aber nur im Irisgebiet auf einzelnen Schnitten bereits deutlich verwachsen.

Die weiteren Entwickelungsvorgänge vom 7. Bebrütungstage ab werden vorzugsweise durch zwei Momente beherrscht.

Vor allem durch die enorme Zunahme der Zahl der Sehnervenfasern; dieselben lagern sich nicht allein in den Grund der Becherspalte, wo die früher gebildeten Platz fanden, sondern rücken mehr und mehr an den Spaltenrändern entlang distalwärts vor. Dabei drängen sie die Fächeranlagen von den Spaltenrändern ab und kommen teilweise in die Fächerbasis selbst hinein zu liegen. So kommt allmählich das eigentümliche Verhalten zu stande, daß der Fächer aus dem Sehnerven hervorgewachsen scheint, während in Wirklichkeit der Sehnerv durch sein excessives Dickenwachstum den ganzen vom Fächer offen gehaltenen Abschnitt der Becherspalte mit in Beschlag genommen hat.

Das andere beherrschende Moment ist die Vermehrung und Komplizierung des Blutgefäßnetzes im Fächer. Das Augenbechergefäß bewahrt als Arteria pectinis seine Lage in der Basis des Fächers und ruht hier nun in der Rinne, welche die von beiden Seiten herabtretenden und dann proximalwärts sich wendenden Opticusfasern zwischen sich lassen. Ueber der Arterie erhebt sich die Platte des Fächers, die an Masse rasch gewinnt, so daß sie schon zu Ende des 10. Tages mit ihrer Basis über die Ränder der Sehnervenrinne hinweggreift. In geringer Höhe wird die Platte plötzlich dünner, so daß eine besonders an der rostralen Fläche ausgesprochene Stufe entsteht; auf diesem dickeren Sockel erhebt sich der Hauptteil als gleichmäßig dünne Wand, auf deren freiem Rande noch ein zarter Saum aufsitzt.

Mit Ausnahme dieses letzteren ist das Gewebe des ganzen Gebildes zellenreich und von dichtgedrängten Gefäßquerschnitten angefüllt. An der Oberfläche ist keinerlei Abschluß wahrzunehmen, vielmehr senden die hier liegenden Bindegewebszellen zarte Ausläufer in den Glaskörper, der durch dieses Verhalten zu einer geweblichen Einheit mit dem Fächer wird.

Die aus dem primitiven axialen Augenbechergefäß hervorgegangene Arteria pectinis stellt die einzige Blutzufuhr für die Gefäßnetze des Fächers dar. Die venösen Abflüsse suchen sich ihren Weg, wie es scheint, auf der ganzen Länge der Fächerbasis zwischen den Bündeln von Sehnervenfasern hindurch nach außen und münden in Chorioidealvenen ein. Der ursprüngliche, dem Austritt des Zapfengefäßes bei Eidechsenembryonen entsprechende Abfluß im Ciliarteil soll nach Lieberkühn (1872, p. 325) bei 12-tägigen Hühnerembryonen noch im vollen Zusammenhang vom distalen Ende des Fächers her erhalten sein; bei älteren Embryonen ist er sicher nicht mehr vorhanden. Dagegen findet sich, wie schon Lieberkühn richtig angegeben und neuerdings Nussbaum (1901, p. 349) von neuem eingehend festgestellt hat, der diesem Gefäßdurchtritt entsprechende Abschnitt, d. h. der Ciliarteil der Spalte, nicht nur in späten Bebrütungszeiten, sondern bleibend erhalten auch im ausgewachsenen Huhn und Fasan.

Die spätere Entwickelung und definitive Ausbildung des Fächers ist wohl am eingehendsten von Kessler (1877, p. 67—75) verfolgt worden. Nussbaum giebt an, daß die Zahl der Falten beim 11 Tage alten Hühnerembryo 7, beim 13 Tage alten dagegen 17 betragen habe. Damit stimmt die Schilderung Kesslers wenigstens ungefähr überein. Er fand die Faltenbildung um den 12. Tag schon in vollem Gange, von den 15 angedeuteten Falten die mittelste am stärksten, den noch ungefalteten Teil dünner und durchsichtiger, Pigment noch nicht vorhanden. Am 17. oder 18. Brüttag war das Aussehen des Fächers schon fast dasselbe wie beim ausgeschlüpften Hühnchen. Die Pigmentierung, vom freien Rand nach der Basis hin vorgeschritten, war nur in der Nähe der letzteren noch nicht vollständig. Diese Falten (17 an der Zahl — im erwachsenen Huhn nach Huschke 18) divergieren nach der Basis hin derart, daß sie annähernd die Richtung von Radien des Bulbus haben. Die höchste Höhe des ganzen Fächers befindet sich ganz nahe an seinem distalen Ende, entsprechend der zweitletzten Falte; von hier ab werden die Falten proximalwärts immer niedriger, am raschesten die 4—5 proximalsten. Der distale Rand fällt von der höchsten Höhe fast senkrecht ab, der niedrige proximale dagegen in der Weise schräg, daß das proximale Ende sich flach verläuft und die Basis des ganzen Fächers länger ist als der freie Rand. Vergleichen wir diese distalwärts ansteigende Gestalt des Fächers zu Ende der Bebrütungszeit mit derjenigen der ersten Anlage am 6. Tage, so erscheint sie geradezu umgekehrt, denn dort fand sich ein proximal hohes, distalwärts aber verstreichendes Gebilde, das auch durch diese Form, wie in einigen anderen Beziehungen, an den Wulst im Auge von Torpedoembryonen gemahnte.

IV. Die definitive Ausgestaltung der Anlagen des Auges.

Sehnerv (N. opticus).

Daß der Stiel der Augenblase der Vorläufer des Sehnerven sei, konnte schon dem ersten Beobachter der Augenentwickelung, K. E. v. Baer (A. L. I, 1828, p. 30), nicht zweifelhaft sein, eine genauere Einsicht in die Art der Ausgestaltung finden wir aber bei ihm noch nicht, nur die Angabe (p. 105), daß der mit dem Hirnventrikel kommunizierende Kanal beim Hühnchen am 6. Bebrütungstage verschwinde und der Sehnerv dann solide sei. Auch Huschke (1835, 1844) und Remak (A. L. I, 1855, p. 34, 92) haben teils unklare, teils irrige Vorstellungen darüber; Remak läßt, unter einer wie mir scheint mißverständlichen Hinweisung auf Huschke, eine von der Becherspalte auf den Stiel sich fortsetzende Halbrinne zum Kanal sich schließen, so daß „ein doppelwandiges Rohr“ entstünde, „dessen innere Wand die Nervenfasern bildet, während die äußere sich in die Scheide umwandelt“.

Für alle älteren Autoren scheint ohne Diskussion die Annahme selbstverständlich, daß die Nervenfasern des Opticus an Ort und Stelle aus den Zellen des Augenblasenstiels entstünden, His (A. L. III_9, 1868, p. 131) war der erste, der mit dieser Vorstellung brach. Er hatte sich überzeugt, das die Nervenfasern im allgemeinen als kernlose Ausläufer von Ganglienzellen entstehen, nicht aber durch unmittelbare Metamorphose in ihrer Bahn liegender kernhaltiger Zellkörper. Um also die Uebereinstimmung der Sehnervenbildung mit der Bildung anderer Nerven aufrecht zu erhalten, mußte er „den Augenblasenstiel nur als Leitgebilde betrachten, das den Sehnervenfasern den Weg weist“. W. Müller (1874, p. 37) und Kölliker (A. L. I, 1879, p. 690) schlossen sich dieser von His ausgesprochenen Vermutung an.

Es fragte sich nun aber, in welcher Richtung das Wachstum der Fasern vor sich gehe. His hatte angenommen, daß sie vom Gehirn aus entstehen und von da in die Retinaanlage hereinwachsen, und Kölliker glaubte ihm auch in dieser Beziehung folgen zu sollen, da er fand, daß die Fasern des Tractus opticus früher da seien, als die im Nervus opticus. W. Müller dagegen gelangte zur entgegengesetzten Meinung, die sich ihm als Konsequenz aus dem bei Petromyzon gemachten Befund einer Kreuzung der Opticusfasern an der Durchtrittsstelle durch die Retina ergab, da ihm diese Kreuzung nur verständlich erschien bei der Annahme, daß die Fasern aus der Retinaanlage in den Augenblasenstiel hineingewachsen seien.

Wie die nachfolgenden Untersuchungen gezeigt haben, war diese Vermutung W. Müller's richtig. Zunächst machte Keibel (1889, p. 116) für Reptilienembryonen die kurze Angabe, daß „die ersten Sehnervenfasern von der Peripherie centralwärts wachsen“, und His (1890, p. 108) — fußend zum Teil auf den Resultaten Cajal's (1889, p. 119; 1891, p. 361), welche darthaten, daß der bei weitem größte Teil der Opticusfasern in den Lobi optici der Vögel frei ausläuft und demnach in der Retina entspringen muß, während nur eine kleine Minderzahl von Fasern in umgekehrtem Sinne verläuft — hatte bei menschlichen Embryonen die retortenförmig gestalteten Neuroblasten der Retina mit ihren umgebogenen Spitzen in die Fasern sich fortsetzen sehen und war so zu dem gleichen Schluß gekommen wie Keibel, daß nämlich „die zuerst gebildeten Opticusfasern den Zellen der Retina entstammen und centralwärts wachsen“. Daß dieser Schluß ein richtiger war, ergab sich in

zwingender Weise endlich auch aus den Beobachtungen FRORIEP's (1891, p. 156), welcher an Selachierembryonen ein Stadium nachwies, in dem Opticusfasern nur in der Retinaanlage, sowie, stetig abnehmend an Zahl, in dem an die Retina sich anschließenden Sechstel des Augenblasenstiels vorhanden sind, während der letztere im übrigen noch rein cellulär ist. Für Amphibien- und für Vogelembryonen wurden ähnliche Nachweise gegeben von ASSHETON (1893, p. 93, 101), für Säugetierembryonen (besonders Nager) von ROBINSON (1896, p. 330).

Wir dürfen hiernach die Entwickelungsweise des Sehnerven der Wirbeltiere wohl im allgemeinen als festgestellt betrachten.

Der Stiel der Augenblase, welcher bei deren Umwandlung in den Augenbecher zu einem engen und relativ langen, epithelialen Rohr geworden war, ist an der Bildung der nervösen Bestandteile des Sehnerven unbeteiligt, dient denselben aber bei ihrem fortschreitenden Wachstum als Leitstrang. Die Opticusfasern, wahrscheinlich in ihrer großen Masse, jedenfalls aber die zuerst entstehenden derselben, sind Ausläufer derjenigen Zellen des Retinalblattes des Augenbechers, welche innerhalb dieses mächtigen Zellenlagers die innerste, d. h. der Becherhöhle (dem Glaskörperraum) zunächst gelegene Zellenschicht

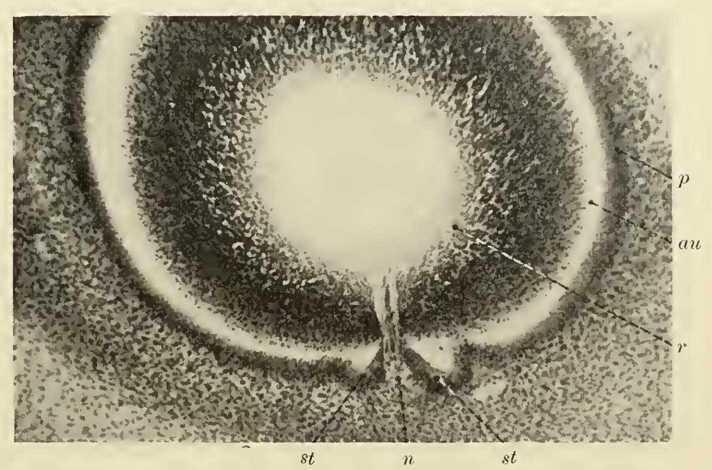


Fig. 236. Sagittalschnitt durch den Vorderkopf eines Embryo von Anas domestica, 122 Stunden bebrütet. Präp. von H. GRÖNROOS. *au* Sehgrube = Höhle der Augenblase, Sehventrikel. *n* Sehnervenfasern. *p* Pigmentblatt des Augenbechers. *r* Retinalblatt des Augenbechers. *st* Stiel der Augenblase.

darstellen. Die Ausläuferbildung beginnt in der Nähe des Becherhalses, wo sich das Retinalblatt im Grund der Becherspalte glatt in die ventrale Wand des Stieles fortsetzt, d. h. also in der Umgebung der späteren Papilla nervi optici, und schreitet von hier aus nach der Peripherie zu fort. Die entstehenden Ausläufer nehmen ihre Wachstumsrichtung alle nach dieser Stelle hin, so daß hier der Mittelpunkt einer radiären Strahlung liegt, die sich nach und nach über die ganze Innenfläche des Retinalblattes ausbreitet (Fig. 236). In diesem Mittelpunkte zusammentreffend verlaufen die Fasern, zu kleinen Bündeln vereinigt, an der sich an die Retinalfläche unmittelbar anschließenden ventralen Oberfläche des Stieles weiter, bei einzelnen Formen ober-

flächlich bleibend, bei den meisten anderen sich mehr oder weniger zwischen die Zellen des Stieles eindrängend. Ihr gehirnwärts fortschreitendes Wachstum kann, so lange noch keine der Fasern die Hirnwand erreicht hat, durch Vergleich einander nahestehender Entwickelungsstadien festgestellt werden; später natürlich nicht mehr.

Die wachsenden Fasern sind sehr feine, kernlose Protoplasmafädchen. Die ersten derselben können, wenn sie während der kurzen Dauer ihres Wachstums innerhalb des Stieles fixiert wurden, genau untersucht werden; sie lassen jedoch an ihrer Wachstumsspitze mit unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln keinerlei Besonderheit erkennen, sie hören einfach plötzlich auf.

Das Verhalten der Nervenfasern und der Zellen des Augenblasenstiels zueinander zeigt bei den verschiedenen darauf untersuchten Formen Verschiedenheiten, doch darf als allgemeingiltig gesagt werden, daß das Neurogliagerüst des N. opticus das Produkt jener Zellen ist.

Cyclostomen. Der Sehnerv der Petromyzonten war es, an welchem W. Müller (1874) zuerst die richtige Vorstellung von der centripetal, d. h. von der Retina zum Gehirn fortschreitenden Entwickelung der Opticusfasern gewann, und auch abgesehen hiervon bietet derselbe ein besonderes Interesse dadurch, daß sich in seiner Axe der Augenblasenstiel als cylindrischer Zellenstrang erhält, den die Nervenfasern als völlig zellenfreie Rindenschicht allseitig gleichmäßig umgeben. Bei W. Müller (1874, Taf. XII, Fig. 1) und Studnička (1898, Taf. I, Fig. 2, 3) finden sich Schnitte durch den Sehnerven von älteren Ammocoeten abgebildet, die diese primitive Gestaltung veranschaulichen.

Vom Lumen des Sehventrikels im früheren Augenblasenstiel ist zwar keine Spur erhalten, schon frühzeitig wird dasselbe, wie W. Müller (p. 36) angiebt, infolge einer Vermehrung der Epithelzellen obliteriert. Dagegen erhält sich nach beiden Richtungen hin der Zusammenhang des Zellenstranges, distal befindet er sich in unmittelbarem Anschluß an die Stützzellen der Retina (Studnička, Taf. I, Fig. 1), proximal, im Gehirn, geht er (W. Müller, Taf. XI, Fig. 7) direkt in das Ependym des Recessus opticus über.

Mit embryonalen Ependymzellen bewahren die Zellen des axialen Stranges zeitlebens eine gewisse Aehnlichkeit, nur daß sie eben durch die Obliteration des ventrikulären Lumens ihre freie Fläche und damit zugleich ihre Cylinderform verloren haben. Sie sind aber immer noch unregelmäßig radiär angeordnet und laufen an ihren basalen Enden in dünne Fortsätze aus, welche, die umgebende Nervenfaserschicht radiär durchsetzend und in Stränge teilend, an der Oberfläche des Sehnerven durch eine feine Grenzschicht untereinander verbunden sind. Studnička (1898, p. 4) nennt sie „spinnenförmige Gliazellen des Sehnerven“, und in der That haben sie Form und Bedeutung von Gliazellen. Mit ihren Ausläufern stellen sie ein Neurogliagerüst dar, und bilden so das einzige Stützgewebe, das der Sehnerv der Petromyzonten besitzt. Denn das Bindegewebe bildet nach den Befunden von Studnička nur eine dünne Scheide um den Opticus, dringt jedoch auch beim ausgebildeten Petromyzon in den Nerven nicht ein.

Hierin, d. h. in der Anordnung, daß das gesamte Stützgewebe des Sehnerven ausschließlich von den Zellen des Augenblasenstiels geliefert wird ohne die geringste Beteiligung mesodermaler Elemente, zeigen die Petromyzonten, oder — da Myxine nach Studnička's Be-

schreibung darin mit ihnen übereinstimmt — die Cyclostomen den primitiven Zustand im Bau des Sehnerven. Ihnen kommen am nächsten Dipnoer und Amphibien, während in den Gruppen der Selachier und Teleosteer sowohl, wie auch der Reptilien mannigfache, nämlich neben verhältnismäßig primitiven auch solche Formen vorkommen, wo durch bindegewebige Septen und Balken der Nerv zerklüftet ist. Vögel und Säugetiere zeigen, entsprechend der bedeutenden Massenentwickelung ihres Sehnerven das Bindegewebsgerüst am vollkommensten ausgebildet.

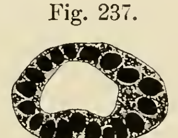
Nicht ganz leicht ist in allgemeingiltiger Weise zu entscheiden, wie die Opticusfasern bei ihrem Wachstum entlang dem Augenblasenstiel sich zu dessen Zellen verhalten.

Zunächst die Frage, ob sie durch die Zellenleiber ihren Weg nehmen — in diesem Falle könnte der Gedanke auftauchen, ob die Zellen nicht doch die Bildner der Faser seien — oder zwischen den Zellen. Alle Beobachtungen sprechen für das letztere. Die Zellen werden auseinandergedrängt und zu vielästigen Neurogliaelementen umgewandelt.

Sodann die Frage, ob das Rohr des Augenblasenstiels in seinem ganzen Umfang in Neuroglia aufgelöst wird, oder nur zum Teil. In dieser Beziehung bestehen Verschiedenheiten. Während bei Selachiern und Sauropsiden nur die ventrale Wand von den Nervenfasern durchsetzt, die dorsale dagegen mit einem Rest des Lumens dorsalwärts verdrängt und später, bei manchen Formen erst sehr spät oder überhaupt unvollständig resorbiert wird, erstreckt sich bei Amphibien und Säugetieren das Fasergebiet auch in die dorsale Wand, so daß hier das ganze Rohr aufgelöst und dabei das Lumen zum Verschwinden gebracht wird.

Amphibien. Bei Rana temporaria erscheinen nach ASSHETON die ersten Opticusfasern bei Larven von ungefähr 7 mm Körperlänge. Der in Fig. 237 abgebildete Schnitt (die Länge der betreffenden Larve

Fig. 237.



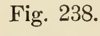


Fig. 238.



Fig. 239.



Fig. 237 [1]). Querschnitt in der distalen Hälfte des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temporaria (Länge des Augenblasenstieles 70 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1.

Fig. 238. Querschnitt im distalen Drittel des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temp. (Länge des Stieles 140 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1

Fig. 239. Querschnitt im proximalen Drittel des Augenblasenstieles einer Larve von Rana temp. (Länge des Stieles 160 μ). Präp. von E. MUTHMANN. Vergr. 400:1.

war nicht notiert) entspricht ungefähr diesem Stadium; zwei kleine Bündel feinster Fäserchen, die im basalen Bezirk der ventralen Wand des Augenblasenstiels gelegen sind, können centralwärts zwar bis zum Hirn verfolgt werden, ihr Querschnitt ist aber hier nur noch etwa

1) In den oben wiedergegebenen Querschnittsbildern des Augenblasenstieles sind die Teile des Querschnittes, die von Nervenfasern eingenommen werden, weiß gelassen, obwohl sie in den Präparaten von einem zarten Mosaik ausgefüllt sind.

halb so groß als an der Grenze der Retina. Fig. 238 stammt von einer etwas älteren Larve, die Nervenbündel sind jedoch nur wenig stärker. In beiden Präparaten liegen die Nervenbündel nebeneinander, sind aber durch eine feine Scheidewand getrennt, die mit der darüber gelegenen Zelle zusammenhängt (in Fig. 238 enthält diese Scheidewand zufällig ein Klümpchen Pigment). Solche und ähnliche Befunde sprechen für die Annahme, daß die Opticusfasern zwischen den Zellen ihren Weg nehmen; die basalen Teile der Zellen werden auseinandergedrängt und, wenn sie zwischen zwei Bündeln liegen, durch den von zwei Seiten wirkenden Druck zu dünnen Bälkchen umgewandelt; mittelst dieser greifen sie aber doch noch zwischen den Bündeln durch und hängen mit der den Stiel umhüllenden Basalmembran zusammen.

Der in Fig. 239 abgebildete Schnitt ist einem dem vorigen nahestehenden Stadium entnommen, aber nicht im distalen, sondern im proximalen Drittel des Augenstiels, und zeigt, daß der Stiel auf seinem Weg vom Auge zum Hirn eine Drehung um seine Längsachse ausführt im Wert von nahezu einem rechten Winkel. Dadurch ändert sich die Stellung des Lumenquerschnittes sowohl, wie auch die Lage der Nervenfasern, welche distal in der ventralen, proximal in der kaudalen Wand verlaufen; am Hirn angelangt, umgreifen sie den Recessus opticus kaudal, um so in diejenige Region der Hirnbasis zu gelangen, in der sie später das Chiasma bilden. — Zu Fig. 239 ist noch zu bemerken, daß der Querschnitt des Nervenfaserbündels im Präparat von Bälkchen durchsetzt ist, die mit den darüberliegenden Zellen im Zusammenhang stehen. Dieselben sind aber so fein, daß ich sie, um das charakteristische Bild hell durchsichtiger Lücken wiederzugeben, in der Zeichnung weglassen mußte.

Bei älteren Embryonen nimmt die Dicke des Sehnervenbündels rasch zu, und die Fasern kommen mehr zwischen die Zellen zu liegen, so daß deren epithelialer Zusammenhang gelockert wird. Die Zellen liegen dann in einer oder mehreren Längsreihen zwischen den Nervenfasern, wodurch, allerdings nur andeutungsweise, Stränge abgeteilt werden; Ausläufer der Zellen durchsetzen diese Stränge viel-

Die Streckung des Stieles, die als natürliche Folge des Auseinanderrückens von Auge und Hirn im Verlaufe des Wachstums sich geltend macht, dürfte, wie Assheton wohl mit Recht vermutet, die Ursache sein, daß die Zellen auch in der Längsrichtung auseinander gezogen und allmählich zu zerstreuten Gruppen von Neurogliazellen umgewandelt werden.

Mit dieser Auflösung des epithelialen Rohres geht natürlich auch der Schwund des Lumens Hand in Hand. Die Obliteration beginnt nach Assheton in der Gegend, wo der Stiel das dichtere Gewebe der Schädelanlage durchsetzt, bei Froschlarven von 10—11 mm Länge; in der Nähe des Gehirns erhält sich das Lumen bis in späte Stadien.

Selachier. Die ersten Fasern im Augenblasenstiel finden sich z. B. bei Torpedo ocellata in Embryonen von 16 mm Körperlänge; eine diesem Objekt entnommene Schnittreihe, in der die Fasern in ihrer ganzen Länge zu verfolgen sind, ist abgebildet bei Froriep (1891, p. 158) und zeigt, daß dieses erste Faserbündel an der Uebergangsstelle aus der Retinaanlage in den Augenblasenstiel am mächtigsten ist, in jedem der centralwärts folgenden Schnitte weniger Fasern enthält und endlich, nicht einmal die Mitte des Augenblasenstiels erreichend, mit zwei feinsten Fäserchen ganz aufhört. Die Fasern liegen

im Beginn des Stieles ganz oberflächlich, dicht an der den Stiel umhüllenden Basalmembran, drängen sich aber allmählich zwischen die basalen Teile der Epithelzellen ein. Dies ist bei älteren Embryonen in erhöhtem Maße der Fall, so daß Querschnittsbilder entstehen, wie das in Fig. 240 wiedergegebene, und zwar erfolgt das Eindringen der Fasern in so regelloser Weise, daß man auch aus mehreren gleichaltrigen Serien nicht zwei übereinstimmende Bilder herausfinden könnte. Doch ist allen gemeinsam, daß sich die Fasern auf die ventrale Wand beschränken, während zunächst die ganze dorsale Hälfte des Stieles und später (Fig. 241) wenigstens die dorsale Begrenzung des Lumens ihr einfaches Cylinderepithel unverändert bewahren. Im ganzen übrigen Gebiet dagegen wird dies vollständig aufgelöst, und die Zellen werden nicht nur in der mannigfachsten Weise umgestaltet,

Fig. 240.

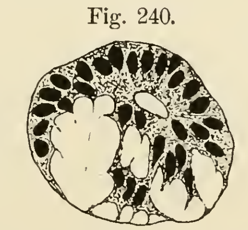


Fig. 241.

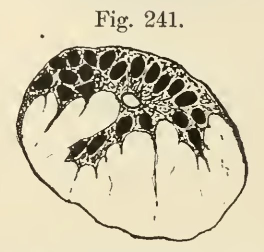


Fig. 240. Querschnitt im distalen Fünftel des Augenblasenstieles einer Torpedo ocellata von 21 mm Länge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 400:1.

Fig. 241. Querschnitt im distalen Fünftel des Augenblasenstieles einer Torpedo ocellata von 23 mm Länge. Präp. von A. Froriep. Vergr. 400:1.

sondern, wie es scheint, in nicht geringer Zahl zum Schwund gebracht; denn bei älteren Embryonen, wie zum Teil auch schon in Fig. 241, ist der Querschnitt der Nervenmasse sehr zellenarm. Dieser Querschnitt zeigt mit weitergehender Entwickelung immer mehr annähernd kreisförmigen Umriß, nur dorsal findet sich eine Einziehung, welcher halbmondförmig die Ueberreste der dorsalen Wand des Ventrikellumens anliegen. An dem Gerüstwerk des N. opticus im reifen Tier hat das mit den Blutgefäßen eingewanderte Bindegewebe einen beträchtlichen Anteil.

Säugetiere. Der Augenblasenstiel bei Säugern (Fig. 244) ist nicht so mächtig als bei Sauropsiden (Fig. 242), aber doch besteht seine Wand aus einem zwei- bis dreizeiligen Cylinderepithel. Die ventrale Wand ist dicker als die dorsale; die rinnenförmige Einziehung der ventralen Außenfläche erstreckt sich als Fortsetzung der Becherspalte weiter proximalwärts als bei Sauropsidenembryonen, ihr entsprechend bewahrt auch das Lumen des ventrikulären Kanals seinen nierenförmigen Umriß und erscheint oft zu einem halbmondförmigen Spalt verengt mit dorsalwärts gerichteter Konvexität.

Die ersten Nervenfasern erscheinen bei Kaninchenembryonen von 13—14 Tagen und ungefähr 9—10 mm Körperlänge und nach Robinson (1896, p. 322) bei Rattenembryonen von 8 mm Körperlänge, wo die Fasern nur im distalen Fünftel des Stieles erkennbar waren und innerhalb dieses Gebietes an Zahl von der Retina her proximalwärts abnahmen.

Robinson fand bei Rattenembryonen die Nervenfasern bis dicht

an die Basalmembran heran in der basalen Region der ventralen Stielwandung, hier eine geschlossene Lage, gewissermaßen eine Rindenschicht bildend, vor der nahezu alle Epithelkerne ventrikularwärts

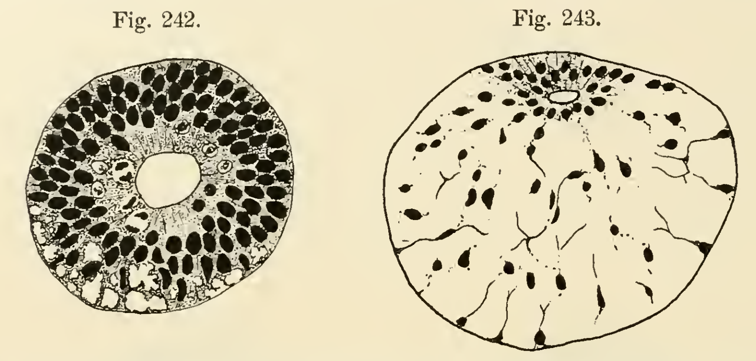


Fig. 242. Fig. 243.

Fig. 242. Querschnitt im distalen Viertel des Augenblasenstieles eines Embryo von Anas dom. von 5 Tagen. Präp. von H. Grönroos. Vergr. 400:1.

Fig. 243. Querschnitt des Sehnerven eines etwa 1 cm langen Embryo von Tropidonotus natr., schematisiert nach Studnička. Vergr. ungef. 300:1.

ausgewichen sind, so daß sie ihrerseits eine geschlossene Kernzone herstellen. Und ferner fand er die Fasern in der Mitte der ventralen Wand am zahlreichsten, von da nach beiden Seiten in verminderter Zahl sich verbreitend.

In den mir vorliegenden Serien von Kaninchenembryonen sehe ich die Verhältnisse anders. Wie Fig. 244 ebenfalls aus dem distalen Fünftel des Stieles zeigt, liegen die frühesten Faserbündel hier nicht der Basalmembran an, sondern höher zwischen den Kernzeilen des Epithels, derart, daß die Kerne der basalen Zellen basalwärts, die der darüberliegenden ventrikularwärts ausweichen; die Zellreihen stehen zwischen den Faserbündeln hindurch noch in Verbindung miteinander, wodurch zarte Gerüstbälkchen hergestellt werden. Diese Lagerung gewinnen die Fasern beim Uebergang aus der Retinalanlage, in der sie noch rein basal liegen, in den Stiel.

Und ferner sehe ich die Fasern anfangs nur in zwei seitlichen Gruppen verlaufend, während sie in der Mitte der ventralen Wand zuerst fehlen, so daß sich hier die Epithelzellen dicht drängen. Eine Erklärung dieses Befundes liefert das Verhalten des Stiels im Augenbecherhalse. Wie oben im Zusammenhang mit der Umgestaltung des Augenbechers berührt wurde, faltet sich die ventrale Wand des Stiels zur Aufnahme der Art. hyaloidea tief ein und schiebt sich röhrenförmig ein Stück weit in die Augenbecherwand hinein, ehe sie in die Retinalanlage umbiegt. Diese Umbiegung nun erfolgt in den abwärts

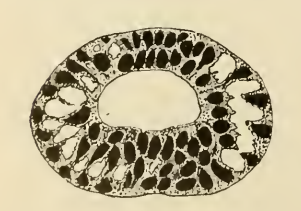


Fig. 244. Querschnitt im distalen Viertel des Augenblasenstieles eines Embryo von Lepus cuniculus von 14 Tagen. Präp. von E. Muthmann. Vergr. 400:1.

gebogenen Seitenteilen der Wand früher als in der Tiefe der Falte dorsal über dem Blutgefäß, so daß hier die Mitte der ventralen Wand

als unveränderter Epithelstreifen zungenförmig vorspringt und die Nervenfasern aus beiden Hälften der Retina nötigt, ihn zu umgehen, um in die Seitenteile der eingefalteten Innenwand des Stieles hineinzugelangen. In diesen wachsen sie dann weiter, und wo sich der eingefaltete Stiel flach ausbreitet, da liegen sie natürlich in zwei Gruppen in den beiden Randgebieten, dazwischen der schmale, auch hier noch von Fasern freie Streifen des Rinnengrundes.

Bei Rattenembryonen von 10 mm war nach ROBINSON der ventrikuläre Kanal noch ganz offen, bei solchen von 11 mm war er ungefähr in der Mitte seiner Länge eine Strecke weit obliteriert, bei einem Mausembryo von 14 mm endlich war der Stiel in der ganzen Länge solid.

Das Lumen liegt schon bei frühen Stadien excentrisch (Fig. 244), da die dorsale Wand bezw. ihr mittlerer Streifen, der am Augenbecher in das Pigmentblatt übergeht, merklich dünner ist als die ventrale. Da im weiteren Wachstum die Nervenfasern zunächst nur die ventrale und die Seitenwände in Beschlag nehmen, so verschiebt sich die Lage des Lumens immer weiter dorsalwärts, so daß nach ROBINSON bei Rattenembryonen von 10 mm fast der gesamte Querschnitt von der ventralen Wand gebildet wird, die dorsale dagegen nur aus niedrigem Cylinderepithel besteht. Jetzt aber wird es anders. Dadurch, daß im weiteren Verlauf (nach ROBINSON bei der Ratte von 11 mm Körperlänge an) die Nervenfasern auch auf die dorsale Wand übergreifen, nimmt die Entwickelung einen von dem bei Sauropsiden etwas abweichenden Verlauf.

Die dorsale Wand nämlich wird durch das Eindringen der Nervenfasern nun auch mächtiger, was zur Folge hat, daß der Kanal wieder mehr nach der Achse hin zu liegen kommt. Zugleich wird aber auch das Lumen desselben verengt bis zu völligem Verschwinden, so daß nunmehr der gesamte Augenblasenstiel zu einem einheitlichen cylindrischen Strang von Nervenfasern umgewandelt ist. Die Epithelzellen des ursprünglichen Stieles sind ohne Rest zu Neurogliaelementen geworden. Man findet daher bei älteren Stadien nichts von jenem Rudiment des epithelialen Stieles, wie es bei Sauropsidenembryonen entsprechenden Alters dem dorsalen Umfang des Nervenstranges anliegt.

Von einer radiären Anordnung der Neurogliazellen, wie ROBINSON sie beschreibt, in der axialen Region, in welcher der Kanal geschwunden war, habe ich mich nicht überzeugen können. Ich sehe in älteren Embryonen den N. opticus von seinem neuroglialen Stützgewebe in scheinbar regelloser Anordnung durchsetzt. Später kommt noch gefäßführendes Bindegewebe hinzu, doch ist über die definitive Ausgestaltung des Sehnerven für Säuger eben so wenig genaueres bekannt wie für die so mannigfaltigen Formen in den übrigen Klassen der Wirbeltiere.

Litteratur.

Addario, C. *Ueber die Matrix des Glaskörpers im menschlichen und tierischen Auge. Anat. Anz. Bd. XXI.* **1902.**

— *Sulla struttura del vitreo embrionale e dei neonati, sulla matrice del vitreo e sul l'origine della zonula. Pavia* **1902*.**

Agababow, A. *Untersuchungen über die Zonula ciliaris. Arch. mikrosk. Anat. Bd. L.* **1897.**

Ammon, F. A. v. *Die Bildung des Vogelauges in den ersten Tagen seiner Entstehung, mit vorzüglicher Berücksichtigung von Hrn. Dr. Huschke's Untersuchungen. Zeitschr. f. d. Ophthalmologie. Bd. III. Dresden* **1833.**
— *Die Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. IV.* **1858.**
Angelucci, A. *Ueber Entwickelung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Arch. mikrosk. Anat. Bd. XIX.* **1881.**
Arnold, J. *Die Linse und das Strahlenblättchen. Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilkunde. Bd. 1. Teil 1. Leipzig* **1874.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges. Heidelberg* **1874*.**
Assheton, R. *On the development of the optic nerve of Vertebrates, and the choroidal fissure of embryonic life. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XXXIV.* **1893.**

Babuchin. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges, besonders der Retina. Würzburger Naturw. Zeitschr. Bd. IV.* **1863.**
— *Vergleichend-histologische Studien. Ebendas. Bd. V.* **1864.**
Barkau, A. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Batrachier. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LIV. Abt. I.* **1866.**
Becker, Fr. J. v. *Untersuchungen über den Bau der Linse bei dem Menschen und den Wirbeltieren. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. IX. Abt. 2.* **1863.**
—, **O.** *Zur Anatomie der gesunden und kranken Linse. Wiesbaden* **1883.**
Beer, Th. *Ueber primitive Sehorgane. Sep.-Abdr. Wiener klin. Wochenschr.* **1901.**
—, **Bethe, A. und v. Uexküll, J.** *Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenklatur in der Physiologie des Nervensystems. Zool. Anz. Bd. XXII.* **1899.**
Bergmeister, O. *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Säugetierauges. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien. Bd. I.* **1877.**
✓ **Boveri, Th.** *Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschr. f. Weismann.* **1904.**
Burckhardt, Rud. *Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verh. V. Internat. Zoolog.-Kongr.* **1901.**

Cajal, S. Ramon y. *Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anz. 4. Jahrg.* **1889.**
— *Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys. Bd. VIII.* **1891.**
Carrière, J. *Die Sehorgane der Tiere, vergleichend-anatomisch dargestellt. München u. Leipzig* **1885.**
— *Die postembryonale Entwickelung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIV.* **1885*.**
Cirincione, G. *Sui primi stadi dell' occhio umano. Giornale Assoc. Napoletana di Med. e Naturalisti. Anno II.* **1891.**
— *Sulla genesi del vitreo. Congr. naz. di Oftalmologia.* **1892.**
— *Embryologia dell' occhio dei Vertebrati. I. Sullo sviluppo della Capsula perilenticularis. Napoli* **1894.**
— *Ueber die Entwickelung der „Capsula perilenticularis". Arch. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd. z. Jahrg.* **1897.**
— *Zur Entwickelung des Wirbeltierauges. — Ueber die Entwickelung der Capsula perilenticularis. Leipzig* **1898.**
— *Embryologia dell' occhio dei Vertebrati. II. Sullo sviluppo dell' occhio dei Rettili. Palermo* **1901.**
— *Ueber die Genese des Glaskörpers bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges. 17. Vers. in Heidelberg.* **1903.**
Coltin, R. *Recherches sur le développement du muscle sphincter de l'iris chez les oiseaux. Bibliographie anatomique. T. XII. Fasc. V.* **1903.**

Deyl, J. *Ueber den Sehnerven bei Siluroiden und Acanthopsiden. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896.**
— *Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du nerf optique. Bibliogr. anat. T. IV.* **1896*.**
— *Ueber den Eintritt der Arteria centralis retinae in den Sehnerv beim Menschen. Anat. Anz. Bd. XI.* **1896†.**
Dohrn, A. *Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Studie X. Zur Phylogenese des Wirbeltierauges. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. VI. Heft 3.* **1885.**
Dursy, E. *Zur Entwickelungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbeltiere. Tübingen* **1869.**
Duval, M. *Atlas d'embryologie. Paris* **1889.**

Eycleshymer, A. C. *The development of the optic vesicles in Amphibia. Journ. morph. Bost. Vol. VIII.* **1893.**
— *The early development of Amblystoma, with observations on some other Vertebrates. Ebendas. Vol. X.* **1895.**

Fischel, A. *Ueber die Regeneration der Linse. Anat. Hefte. Heft 44 (Bd. XIV).* **1900.**
Froriep, A. *Ueber die Entwickelung des Sehnerven. Anat. Anz. VI. Jhrg.* **1891.**
Fuchs, E. *Lehrbuch der Augenheilkunde. 9. Aufl. Leipzig u. Wien* **1903.**

Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig* **1898.**
Goette, A. *Kurze Mitteilungen aus der Entwickelungsgeschichte der Unke. Arch. mikr. Anat. Bd. IX.* **1873.**
— *Die Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Leipzig* **1875.**
— *Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat. Bd. XV.* **1878.**
Goronowitsch, N. *Studien über die Entwickelung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. X.* **1885.**
Gottschau. *Ueber die Entwickelungsgeschichte der Augenlinse. Corresp.-Bl. f. Schweizer Aerzte. 16. Jahrg. No. 19. 1. Okt. Basel* **1886.**
— *Zur Entwickelung der Säugetierlinse. Anat. Anz. I. Jahrg. No. 14. 15. Dez. Jena* **1886*.**
Grenacher, H. *Zur Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. XXIV.* **1874.**

Haensell, P. *Recherches sur la structure et l'histogénèse du corps vitré normal et pathologique. Thèse. Paris* **1888.**
Henle, F. G. J. *De membrana pupillari aliisque oculi membranis pellucentibus. Bonnae* **1832.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte d. Krystalllinse und zur Teilung des Zellkernes. Arch. mikr. Anat. Bd. XXI.* **1882.**
Hensen, V. *Zur Entwickelung des Nervensystems. Arch. pathol. Anat. Bd. XXX.* **1864.**
— *Die Entwickelungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere. Kiel u. Leipzig* **1903.**
Herr, F. *Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Dissert. Berlin* **1893.**
Hess, C. *Beschreibung des Auges von Talpa europaea und von Proteus anguineus. Graefe's Arch. f. Ophthalmologie. Bd. XXXV.* **1889.**
Hesse, R. *Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* **1898.** *VIII. Allgemeines. Ebenda. Bd. LXXII.* **1902.**
His, W. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei. Leipzig* **1868.**
— *Die Formentwickelung des menschlichen Vorderhirns. Abh. math.-phys. Kl. sächs. Ges. Wiss. Bd. XV.* **1889.**
— *Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. Arch. Anat. u. Phys. Suppl.-Bd.* **1890.**
Hoffmann, C. K. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. mikr. Anat. Bd. XXIII.* **1884.**
— *Entwickelungsgeschichte der Reptilien. Bronn's Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches. Bd. VI. III. Abt.* **1890.**
Home, Everard. *On the anatomical structure of the eye; illustrated by microscopical drawings, executed by F. Bauer. Philos. Trans. R. Soc. London* **1822.**
Huschke, E. *Ueber die erste Entwickelung des Auges und die damit zusammenhängende Cyklopie. Meckel's Arch. Anat. u. Phys.* **1832.**
— *Ueber einige Streitpunkte aus der Anatomie des Auges. (Ende der Netzhaut, Spalt, Prinzip der Augenbildung.) Ammon's Zeitschr. für die Ophthalmologie. Bd. IV. Heidelberg u. Leipzig* **1835.**
— *Lehre von den Eingeweiden und Sinnesorganen. Sömmering's Handb. d. Anat. II. Aufl. Bd. V. Leipzig* **1844.**

Inouye, Toyotaro. *Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Linse. Dissertation München* **1895.**
Joseph, H. *Ueber eigentümliche Zellstrukturen im Centralnervensystem von Amphioxus. Verh. Anat. Ges. in Jena.* **1904.**

Keibel, F. *Zur Entwickelung des Glaskörpers. Arch. Anat. u. Phys.* **1886.**
— *Zur Entwickelungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Arch. Anat. u. Phys.* **1889.**
— *Ueber die Entwickelung des Sehnerven. Deutsch. medizin. Wochenschr. 15. Jahrg.* **1889.**
— *Studien zur Entwickelungsgeschichte des Schweines (Sus scrofa dom.). II. Morphol. Arb. Bd. V.* **1895.**
Kennel, J. v. *Die Ableitung der Vertebratenaugen von den Augen der Anneliden. Dorpat* **1891.**
Kerr, G. J. *The development of Lepidosiren paradoxa. Part III. Development of the skin and its derivatives. Quart. Journ. micr. cc. Vol. XLVI.* **1903.**
Kessler, L. *Untersuchungen über die Entwickelung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dissertation. Dorpat* **1871.**
— *Zur Entwickelung des Auges der Wirbeltiere. Leipzig* **1877.**
Kölliker, A. *Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich* **1844.**
— *Zur Entwickelung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Festschrift, der Universität Zürich dargebracht. Würzburg* **1883.**
— *Ueber die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Verh. Anat. Ges. 17. Vers. in Heidelberg.* **1903.**
— *Die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXXVI.* **1904.**
Korányi, A. *Beiträge zur Entwickelung der Krystalllinse bei den Wirbeltieren. Intern. Monatsschr. Anat. u. Hist. Bd. III.* **1886.**
Kowalevsky, A. *Weitere Studien über die Entwickelung der einfachen Ascidien. Arch. mikr. Anat. Bd. VII.* **1871.**
Kupffer, C. *Die Entwickelung der Retina des Fischauges. Centralbl. mediz. Wiss. VI. Jahrg.* **1868.**
— *Beobachtungen über die Entwickelung der Knochenfische. Arch. mikrosk. Anat. Bd. IV.* **1868*.**
— *Zur Entwickelung der einfachen Ascidien. Ebendas. Bd. VIII.* **1872.**
Kupffer, C. v. *Deutung der Hirnblase des Amphioxus. Studien z. vergl. Entwickelungsgesch. d. Kopfes der Cranioten. Heft 1.* **1893.**
— *Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Ebenda. Heft 4.* **1900.**
Lankester, E. R. *Observations on the development of the Cephalopoda. Quart. Journ. micr. sc. Vol. XV.* **1875.**
— *Degeneration. London* **1880.**
Lenhossék, M. v. *Die Entwickelung des Glaskörpers. Leipzig* **1903.**
Leuckart, R. *Organologie (vergl. Anatomie) des Auges. Graefe-Saemisch, Handb. der gesamten Augenheilkunde. Bd. II. Teil 2. Leipzig* **1876.**
Lewis, W. H. *Wandering pigmented cells arising from the epithelium of the optic cup, with observations on the origin of the M. sphincter pupillae in the Chick. American Journ. Anat. Vol. III. No. 3.* **1903.**
Lieberkühn, N. *Ueber das Auge des Wirbeltierembryo. Schriften d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturwiss. zu Marburg. Bd. X. Cassel* **1872.**
— *Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Arch. Anat. u. Phys.* **1879.**
Locy, W. A. *The optic vesicle of Elasmobranchs and their serial relation to other structures on the cephalic plate. Journ. morph. Bost. Vol. IX.* **1894.**
— *Contribution to the structure and development of the Vertebrate head. Journ. morph. Bost. Vol. XI.* **1895.**
Mall, F. *Histogenesis of the Retina in Amblystoma and Necturus. Journ. Morph. Bost. Vol. VIII.* **1893.**
Manz. *Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Handb. der gesamten Augenheilkunde. Bd. II. Teil 2. Leipzig* **1876.**
Meisenheimer, J. *Entwickelungsgeschichte von Limax maximus L. II. Die Larvenperiode. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* **1898.**
Mencl, E. *Ist die Augenlinse eine Thigmomorphose oder nicht? Anat. Anz. Bd. XXIV. No. 5/6.* **1903.**
Meyer, Hermann. *Beitrag zu der Streitfrage über die Entstehung der Linsenfasern. Arch. Anat. u. Phys.* **1851.**
Mihalkovics, V. v. *Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Arch. mikr. Anat. Bd. XI.* **1875.**
Müller, Aug. *Die Entstehung der Retina. Allg. Medic. Central-Zeitung (Red. Posner). 27. Jhrg. 46. Stück. Berlin* **1858.**
Müller, H. *Notiz über die Netzhautgefäße bei einigen Tieren. Würzburger Naturwiss. Zeitschr. Bd. II.* **1861.**
— *Ueber die Netzhautgefäße von Embryonen. Ebendas. Bd. II.* **1861*.**

Müller, W. *Ueber die Stammesentwickelung des Sehorganes der Wirbeltiere. Festgabe an C. Ludwig. Leipzig* ***1874.***

Neal, H. V. *The segmentation of the nervous system in Squalus Acanthias. Bull. mus. compar. zool. Harvard College, Vol. XXXI.* ***1898.***

Nussbaum, M. *Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch, Handbuch d. ges. Augenheilkunde. Bd. II. 2. Aufl. Kap. 8. Leipzig* ***1900.***

— *Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. mikr. Anat. Bd. LVII.* ***1900*.***

— *Die Entwickelung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Ebendas. Bd. LVIII.* ***1901.***

Oppel, A. *Vergleichung des Entwickelungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwickelungszeiten bei Wirbeltieren. Jena* ***1891.***

Patten, W. *Eyes of Molluscs and Arthropods. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. VI.* ***1886.***

— *Studies on the eyes of Arthropods. II. Eyes of Acilius. Journ. morph. Bost. Vol. II.* ***1889.***

Peter, K. *Der Einfluß der Entwickelungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbeltierklassen. Anat. Anz. Bd. XIX.* ***1901.***

Rabl, C. *Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. I. Selachier und Amphibien. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. LXIII.* ***1898.*** *II. Reptilien und Vögel. Ebenda. Bd. LXV.* ***1899.*** *III. Säugetiere. Rückblick und Schluß. Ebenda. Bd. LXVII.* ***1900.***

— *Zur Frage nach der Entwickelung des Glaskörpers. Anat. Anz. Bd. XXII.* ***1903.***

Radwaner, J. *Ueber die Entwickelung der Sehnervenkreuzung. Mitt. embryol. Inst. Univ. Wien. Bd. I.* ***1877.***

Real y Beyro, *Contribution à l'étude de l'embryologie de l'oeil. Thèse. Paris* ***1885.***

Richiardi. *Sopra il sistema vascolare sanguifero dell' occhio del feto umano e dei mammiferi. Arch. zool., anat. e fisiol. Torino e Firenze. Ser. II. Vol. I.* ***1869.***

Robinski, S. *Zur Kenntnis der Augenlinse und deren Untersuchungsmethoden. Berlin* ***1883.***

Robinson, A. *On the formation and structure of the optic nerve, and its relation to the optic stalk. Journ. anat. and phys. London. Vol. XXX.* ***1896.***

Rubattel, R. *Recherches sur le développement du cristallin chez l'homme et quelques animaux superieurs. Dissertation de l'Université de Berne, précédée d'une préface de M. Bugnion. Genève* ***1885.***

Rüdinger, N. *Ueber die Bildung der primären und sekundären Augenblasen bei Triton alpestris. Sitz.-Ber. math.-physik. Kl. Akad. Wiss. München. Bd. XIX.* ***1889.***

Schaper, A. *Ueber einige Fälle atypischer Linsenentwickelung unter abnormen Bedingungen. Ein Beitrag zur Phylogenie und Entwickelung der Linse. Anat. Anz. Bd. XXIV.* ***1904.***

Schenk, S. L. *Zur Entwickelungsgeschichte des Auges der Fische. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Bd. LV. Abt. II.* ***1867.***

Schoebel, E. *Zur postembryonalen Entwickelung des Auges der Amphibien. Inaug.-Diss. unter Leuckart, Leipzig. Jena* ***1890.***

Schoeler, H. *De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis. Inaug.-Dissert. unter Reichert. Dorpat* ***1848.***

Schultze, M. *Zur Anatomie und Physiologie der Retina. III. Die Entwickelung der Retina, namentlich der Stäbchen und Zapfen. Arch. mikr. Anat. Bd. II.* ***1866.***

Schultze, O. *Zur Entwickelungsgeschichte des Gefäßsystems im Säugetierauge. Festschr. z. 50-jähr. Doktorjub. d. Geh.-Rat v. Kölliker. Leipzig* ***1892.***

— *Ueber die bilaterale Symmetrie des menschlichen Auges und die Bedeutung der Ora serrata. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg für* ***1900.***

— *Entwickelung und Bedeutung der Ora serrata des menschlichen Auges. Ebendas.* ***1901.***

Semper, C. *Ueber Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus. Arch. mikr. Anat. Bd. XIV.* ***1877.***

Sernoff, D. *Zur Entwickelung des Auges. Centralbl. f. d. med. Wiss. X. Jahrg.* ***1872.***

Spemann, H. *Ueber Correlationen in der Entwickelung des Auges. Verh. Anat. Ges. 15. Vers. in Bonn.* ***1901.***

— *Ueber Linsenbildung bei defekter Augenblase. Anat. Anz. Bd. XXIII. No. 18/19* ***1903.***

Studnička, F. K. *Untersuchungen über den Bau des Sehnerven der Wirbeltiere. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. XXXI.* ***1898.***

Szily, A. v. *Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz. Bd. XXIV.* ***1904.***

Tornatola, S. *Sur l'origine et la nature du corps vitré. C. r. XII. congrès intern. de méd. (Moscou 1897). Section XI: Ophthalmologie. Moscou* ***1898.***
— *Ricerche embriologiche sull' occhio dei vertebrati. Messina* ***1898*.***
— *Nota di embriologia oculare. Messina* ***1901.***

Ucke, A. *Zur Entwickelung des Pigmentepithels der Retina. Diss. aus Dorpat. St. Petersburg* ***1891.***
— *Epithelreste am Opticus und auf der Retina. Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVIII* ***1891*.***

Van Bambeke, Ch. *Contribution à l'histoire du développement de l'oeil humain. Ann. soc. de méd. de Gand. Vol. LVII.* ***1879.***
Van Pée, P. *Recherches sur l'origine du corps vitré. Arch. biol. T. XIX.* ***1902.***
Vassaux. *Recherches sur les premières phases du développement de l'oeil chez le lapin. Arch. d'Ophthalmologie. Vol. VIII.* ***1888.***
Versari, R. *Morfologia dei vasi sanguigni arteriosi dell' occhio dell' uomo e di altri mammiferi. Ric. Labor. di Anat. norm. R. Univ. di Roma ed altri Labor. biolog. Vol. VII.* ***1900.***
— *Contributo alla conoscenza della morfogenesi degli strati vascolari della coroide nell' occhio dell' uomo e di altri mammiferi. Ebendas. Vol. VIII.* ***1900*.***
Virchow, H. *Glaskörpergefäße und gefäßhaltige Linsenkapsel bei tierischen Embryonen. Sitz.-Ber. phys.-med. Ges. Würzburg. Ges.-Jahr* ***1879.***
— *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habil.-Schrift. Berlin* ***1882.***
— *Augengefäße der Ringelnatter. Sitz.-Ber. phys.-med Ges. Würzburg.* ***1883.***
— *Mitteilungen zur vergleichenden Anatomie des Wirbeltierauges. Verh. 58. Vers. Naturf. u. Aerzte in Straßburg.* ***1885.***
— *Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraum von Wirbeltieren sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. X.* ***1901.***

Waldeyer, W. *Entwickelungsgeschichte des Auges. Jahresber. über d. Fortschr. d. Ophthalmologie, red. v. A. Nagel. I. Jahrg. Litt. 1870. Tübingen* ***1872.***
Woinow, M. *Ueber die Entstehung der bipolaren Anordnung der Linsenfasern. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien. math.-nat. Kl. Bd. LX. Abt. II.* ***1869.***

Register.

M.

N.

O.

P.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.









474



